

# FLORA

## ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEgeben von

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 35. BAND  
DER GANZEN REIHE 135. BAND

VIERTES (SCHLUSS-) HEFT

MIT 52 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1942

Flora. N. F. Band 35

Heft 4

S. 319—444, Jena, 5. 5. 1942

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
LÄRZ, HEINZ, Beiträge zur Pathologie der Chloroplasten. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . .	319—355
RENNER, OTTO und VOSS, MARTHA, Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter Formen von Prunus, Pelargonium, Veronica, Dra- caena. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . .	356—376
HERZOG, TH., Revision der Lebermoosgattung <i>Leptolejeunea</i> Spr. in der Indomalaya. Mit 30 Abbildungen im Text . . . . .	377—434
FILZER, PAUL, Beiträge zum Kompaßpflanzenproblem und einigen ver- wandten Problemen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . .	435—444
Bandtitel und Inhalt	

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band, dessen Preis im laufenden Jahre 40 RM nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig auf einseitig beschriebenen Blättern in Maschinenschrift, sind zu schicken an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Verfassernamen sind gerade, lateinische Namen gewellt zu unterstreichen. Vorlagen zu Textabbildungen sollen nicht in den Text eingefügt werden, sondern sind gesondert beizugeben; die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt zusammenzustellen. Als Muster für die Art der Literaturzitierung gelten die Literaturlisten der letzten Bände der Flora.

Für den Druckbogen wird, bis zu der Höchstzahl von drei Bogen, ein Unkostenbeitrag von 30 RM gewährt, jedoch nicht bei Dissertationen. Nur 40 Sonderabdrucke können bis auf weiteres geliefert werden.

---

## Einfache Untersuchungen von Boden und Wasser mit Ausblicken auf die Boden- und Gewässerkunde

**Richard Kolkwitz**

Dr. phil., Dr. med. h. c.,  
ao. Professor der Botanik a. d. Universität Berlin,  
Abteilungsdirektor i. R. an der Landesanstalt  
für Wasser-, Boden- und Lufthygiene.

Von  
und

**Fritz Tödt**

Dr.-Ing. habil., Dozent an der landwirtschaftlichen  
Fakultät der Universität Berlin,  
Abteilungsvorsteher der elektrochem. Abteilung  
am Institut für Zuckerindustrie Berlin

Mit 29 Abbildungen im Text, 2 farbigen Tafeln und  
Geleitwort der Staatl. Hauptstelle für den naturwissenschaftl. Unterricht Berlin  
VIII, 134 S. gr.8° 1941 RM 4.—, geb. 5.20

Inhalt: Chemischer Teil (von F. Tödt). 1. Einfache Messung des pH-Wertes (Kalkbedarfs im Boden) sowie des Phosphat-, Stickstoff-, Eisen- und Kalkgehaltes. 2. Physik des Bodens. 3. Chemie des Bodens (und Wassers). 4. Bodenuntersuchung und Bodenertrag. / Biologischer Teil (von R. Kolkwitz). 1. Allgemeines. 2. Methodisches. 3. Biologie der einzelnen Gruppen. / Literatur. Register.

Angewandte Chemie. 1941. Nr. 15/16: Das Buch gibt eine Beschreibung einfacher Methoden zur Untersuchung von Boden und Wasser, sowie die Grundlinien der Physik, Chemie und Biologie des Bodens, unter besonderer Berücksichtigung der Landwirtschaft. Es ist entstanden auf Grund einer Anregung der Staatlichen Hauptstelle für den naturwissenschaftlichen Unterricht, um in den naturwissenschaftlich-chemischen Arbeitsgemeinschaften höherer Schulen durchgearbeitet zu werden. Sowohl auf Grund der Auswahl der zu behandelnden Fragen als auch der klaren Form der Darstellung ist das Buch für diesen Zweck wärmstens zu empfehlen.

Jacob

Nachlaß von Prof. N. Malta

588

# Beiträge zur Pathologie der Chloroplasten<sup>1)</sup>.

Von Heinz Lärz.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena).

Mit 9 Abbildungen im Text

## I. Einleitung.

Die Plastiden haben in den letzten Jahren immer mehr das Interesse der Zellforschung gefunden. Ihre mikroskopische und submikroskopische Struktur ist durch die Arbeiten von DOUTRELINE, HEITZ, MENKE, FREY-WYSSLING, WIELER, STRUGGER u. a. schon in vielen Einzelheiten erkannt. Das Verhalten der Plastiden in struktureller Hinsicht unter pathologischen Bedingungen mußte daher von besonderem Interesse sein.

Die pathologischen Erscheinungen, die bisher an Plastiden beobachtet wurden, stellte KÜSTER 1937 in einer Monographie zusammen. Wie KÜSTER im Vorwort zu seinem Werk ausführt, liegen noch relativ wenig Untersuchungen vor, aus denen klar hervorgeht, unter welchen Bedingungen Anomalien der Plastiden auftreten, und auf welche Weise sie sich zuverlässig experimentell erzeugen lassen. In dieser Richtung weiterzuarbeiten sollte die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung sein. Dabei wurde besonderes Augenmerk darauf gerichtet, Veränderungen an den Plastiden unter Bedingungen zu erzielen, die die Lebensvorgänge der Zelle möglichst ungestört lassen, nicht lediglich Erscheinungen zu beschreiben, die sich an absterbenden Plastiden und Zellen abspielen.

## II. Reduktion der Plastiden.

Im Jahre 1888 veröffentlichte KLEBS Beobachtungen über die Reduktion von Plastiden unter der Einwirkung von chromsaurem Kali. An *Helodea canadensis* beobachtete er bei Kultivierung in Zuckerlösung von 16—20 % mit Zusatz von 0,05 % chromsaurem Kali „Verkleinerung der grünen Scheiben und die Umwandlung ihrer Farbe, so daß . . . die Chlorophyllkörper zu ganz kleinen roten Partikelchen werden, welche

1) Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich Schiller - Universität zu Jena.

meist noch ein Stärkekorn mit sich schleppen. Sonst ist die Zelle normal; sie . . . besitzt reichliches, strömendes, körniges Protoplasma . . . Diese Veränderungen der plasmolytischen Blattzellen von *Elodea* gehen im Licht ebenso wie im Dunkeln vor sich, im ersten höchstens etwas schneller.“ Die gleichen Reduktionserscheinungen fand KLEBS unter denselben Versuchsbedingungen auch bei *Funaria*. Die KLEBSSchen Versuche sind seitdem nicht wiederholt worden und schienen wichtig genug, sie nach der Wiederentdeckung der Granastruktur einer Nachprüfung zu unterziehen.

Zu meinen Untersuchungen wählte ich als Versuchspflanzen *Helodea canadensis* und *Helodea densa*. Die Versuche wurden auf folgende Verbindungen ausgedehnt:  $K_2CrO_4$ ,  $K_2Cr_2O_7$ ,  $Na_2CrO_4$ ,  $Na_2MoO_4$ ,  $Na_2WO_4$ ,  $NH_4SO_3$ ,  $CoCl_2$ ,  $NiCl_2$ . (Sämtlich reinste Chemikalien von MERCK.)

### 1. Versuche mit Chromaten.

KLEBS wollte das Verhalten der Zellen bei Zuckerplasmolyse studieren und hatte die Chromate nur zur Verhinderung von Pilzbefall zugesetzt. Die Veränderungen der Plastiden werden, wie KLEBS feststellte, jedoch nur durch die Chromate bewirkt. Der Zucker konnte deshalb bei meinen Versuchen wegleiben.

Sprosse von *Helodea canadensis* wurden in Glasgefäßen in Leitungswasser kultiviert, dem  $K_2CrO_4$ ,  $K_2Cr_2O_7$  oder  $Na_2CrO_4$  in einer Konzentration von 0,05 g pro 100 ccm zugesetzt wurde. Die Kulturen wurden am Fenster des Instituts aufgestellt, jedoch vor direkter Sonnenbestrahlung geschützt.

Während der ersten Woche nach Beginn des Versuchs waren keine Veränderungen an den Plastiden festzustellen. Dann begann allmählich die Färbung der Plastiden abzublassen. Sie wurden gelbgrün und nach Ablauf von etwa fünf Wochen schließlich rein gelb. Gleichzeitig verkleinerten sich die Plastiden. Der Durchmesser sank von 5  $\mu$  auf etwa 1,5  $\mu$ . Zwischen  $K_2CrO_4$  und  $K_2Cr_2O_7$  fand ich keine Unterschiede in der Wirkung. In  $Na_2CrO_4$  erfolgt die Reduktion etwas rascher.

Die Plastiden erhalten während der Rückbildung ein eigenartiges dunkelpunktiertes Aussehen. Diese Erscheinung ist durch die Beugungsbilder nicht ganz scharf eingestellter Grana bedingt. Bei genauer Einstellung auf die Grana sieht man, daß diese gelbgrün, schließlich rein gelb bis orange gefärbt sind. Die Zahl der Grana wird während des Versuchs wahrscheinlich vermindert, doch ist es auch in stark verkleinerten Plastiden schwer, ihre Zahl abzuschätzen. Auch die Form der Grana ändert sich. Sie verlieren ihre Scheibengestalt und werden

kugelförmig. Die Plastiden erhalten durch die sich vorwölbenden Grana einen unregelmäßigen Umriß. Oft enthalten die Plastiden noch Stärke. Das reduzierte Plastidenstroma sitzt dann dem Stärkekorn seitlich kappenförmig an. Das läßt sich jedoch nur beobachten, wenn die Sprosse schon vor Beginn des Versuchs reichlich Stärke enthielten. Neubildung von Stärke trat im Chromataversuch nie ein.

Der Abbau des Chlorophylls läßt sich auch im Fluoreszenzmikroskop gut verfolgen. Die Chlorophyllfluoreszenz verschwindet vollständig. Dagegen bleiben die Karotinoide erhalten. Mit Schwefelsäure erhält man intensive Blaufärbung, bei der noch die einzelnen Grana als dunkelblau gefärbte Tropfen erkennbar sind.

Nach der völligen Reduktion des Chlorophylls können die Sprosse noch einige Wochen am Leben bleiben. Die Zellen zeigen dann häufig verstärkte Plasmaströmung, auch Rotationsströmung kommt vor.

Die Chromatwirkung tritt stets nur an ausgewachsenen Blättern ein. An den Sprossen ist sie an den ältesten Blättern zuerst zu beobachten und schreitet dann nach der Spitze zu fort. Innerhalb eines Blattes zeigt die Blattspitze etwas stärkere Reduktion als die Blattbasis. In jungen Blättern tritt keine Reduktion ein. Die Sprosse wachsen in der Chromatlösung weiter, treiben auch manchmal einige Seitensprosse. Die neugebildeten Blätter werden zunächst normal grün; erst wenn die Blätter völlig ausgewachsen sind, werden sie von der Reduktion der Plastiden ergriffen. Selbst nach mehr als zwei Monaten langer Kultur treiben die Sprosse noch neue Blätter, die allerdings nur 2—3 mm Länge erreichen, aber zuerst völlig normal ergrünern.

In Kontrollversuchen von *Helodea canadensis* in Leitungswasser tritt unter sonst gleichen Bedingungen die beschriebene Plastidenreduktion nicht ein. Die Plastiden bleiben während einer Versuchsdauer von zwei Monaten grün und behalten ihre normale Größe. Erst nach mehreren Monaten läßt sich an den allmählich absterbenden ältesten Sproßteilen Verkleinerung und gelbliche Verfärbung der Plastiden beobachten.

1939 beschrieb MACKE ganz ähnliche Reduktionserscheinungen, die durch Einwirkung schwacher Borlösungen auf *Helodea canadensis* entstehen. Die Plastiden verkleinern sich im Laufe mehrerer Wochen und werden schließlich rein gelb. Außerdem bilden sich an den Zellwänden warzenförmige Auswüchse, die sich durch die Färbung mit Rutheniumrot als Pektinwucherungen erweisen.

Beim Vergleich von Bor- und Chromkulturen stellte ich fest, daß es sich um völlig gleiche Erscheinungen handelt. Auch die Membran-

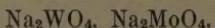
wucherungen treten in Chromatkulturen auf. Am stärksten ist die Erscheinung in  $\text{Na}_2\text{CrO}_4$  ausgeprägt, wo sich oft mehrere Auswüchse in einer Zelle finden. Auch die Anlagerung des Zellkerns an die Wucherungen konnte ich beobachten. Bei Versuchen, die Auswüchse mikrochemisch zu analysieren, fand auch ich ausschließlich mit Rutheniumrot starke Rotfärbung.

### 2. Versuche mit Rutheniumrot.

Interessant ist, daß das Rutheniumrot selbst die gleichen Pektinwucherungen erzeugt und auch auf die Plastiden in derselben Weise einwirkt wie Bor und Chromate.

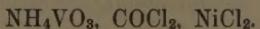
Ich kultivierte *Helodea*-Sprosse in schwach rot gefärbten Lösungen von Rutheniumrot in Leitungswasser (1:10000). Die Pflanzen nahmen darin starke Rotfärbung sämtlicher Membranen an. Die Zellen der Mittelrippe zeigten etwas schwächere Färbung. Das überschüssige Rutheniumrot flockt am zweiten Tag aus, so daß die Lösung farblos wird. Im Lauf einer Woche kommt es zu zahlreichen Pektinwucherungen von derselben Form wie in den Bor- und Chromkulturen. Sie sind am zahlreichsten in jüngeren Blättern. Oft sind in einer Zelle mehrere Auswüchse vorhanden. Die Auswüchse lassen einen deutlichen Schichtenbau erkennen, da der zuerst gebildete Kern intensiv rot gefärbt ist und sich dann immer schwächer gefärbte Schichten anlagern. In den Plastiden treten dieselben Reduktionserscheinungen ein wie in den Bor- und Chromkulturen. Nach einer Woche beginnen sie sich zu verkleinern. Nach drei Wochen sind sie völlig gelb geworden und ihr Durchmesser ist stark verringert. Im Laufe der vierten Woche beginnen die Blätter abzusterben. Es tritt zunächst Nekrose der Mittelrippenzellen ein, die sich bald über die ganze Blattfläche ausdehnt. Die Sprosse wachsen trotz der Rutheniumfärbung weiter. Der Zuwachs hat dann ungefärbte Membranen und normale Plastiden.

### 3. Versuche mit anderen Verbindungen.



Die beiden Verbindungen verursachen dieselben Reduktionserscheinungen wie die Chromate. Allerdings sind sie bedeutend weniger wirksam. In 0,5 g/Liter wachsen die Sprosse nahezu unverändert weiter. Erst in der 5—10fachen Konzentration treten stärkere Reduktionserscheinungen ein. Sie beginnen wie im Chromversuch in den älteren Blättern. Infolge der langsameren Wirkung sind die Unterschiede zwischen alten und jungen Blättern und der Längsgradient der

Blätter noch deutlicher als im Chromversuch. Der Zuwachs bildet ebenfalls zunächst normal ergrünende Blätter. Membranwucherungen konnte ich nicht beobachten.



Die Vanadium-, Kobalt- und Nickelsalze erwiesen sich als bedeutend giftiger als die Chromate. Bereits im Laufe der ersten Woche kam es zur Bildung von nekrotischen Stellen an den Stengeln, die dann auch auf die Blätter übergriffen. Die Vegetationspunkte starben regelmäßig sehr bald ab. An den Plastiden lässt sich der gleiche Abbau des Chlorophylls verfolgen wie in den Chromatkulturen. In den Nickelkulturen kam es bereits zum völligen Absterben der Blätter, bevor die Plastiden ihr Chlorophyll völlig verloren hatten, doch zeigten sie deutliche Größenabnahme und stark hervortretende gelbgrüne Grana wie im beginnenden Chromatversuch. In den Vanadium- und Kobaltkulturen konnten die Blätter, abgesehen von den zahlreichen nekrotischen Zellen, bis zum völligen Gelbwerden der Chloroplasten am Leben erhalten werden. In den Kobaltkulturen lässt sich besonders deutlich feststellen, wie die Reduktion von der Blattspitze zur Basis zu fortschreitet.

### **III. Die Wirkung von Rubidium und Cäsium auf die Teilung der Plastiden.**

#### **1. Rubidiumversuche mit *Helodea canadensis*.**

Als Versuchsmaterial dienten kräftige, etwa 10—20 cm lange Sprosse. Sie wurden in Glasgefäßen in Leitungswasser kultiviert, dem Rubidiumchlorid in einer Konzentration von 0,01 Mol pro Liter zugesetzt wurde. Die Kulturgefäße wurden, vor direktem Sonnenlicht geschützt, am Fenster des Instituts aufgestellt. Die Versuchspflanzen blieben in der Rubidiumchloridlösung mehrere Monate am Leben. Sie wuchsen anfänglich kräftig weiter und trieben zahlreiche Seitensprosse. Die neugebildeten Blätter waren etwas kleiner als in Rubidium-freien Kulturen, und häufig, besonders an den Seitensprossen, etwas verkrümmt. Nach einigen Wochen stellten stets der Hauptsproß und auch die neugebildeten Seitensprosse das Wachstum ein. Die Pflanzen trieben jedoch während mehrerer Wochen immer neue Seitensprosse, die immer kleinere Blätter trugen und nach immer kürzeren Zeitabschnitten zu wachsen aufhörten. Schließlich stellten die Pflanzen das Wachstum völlig ein, blieben aber noch wochenlang am Leben. Wurzelbildung wurde häufig beobachtet.

### Die Wirkung auf die Chloroplasten.

An alten, schon vor Beginn des Versuchs ausgebildeten Blättern treten während der ganzen Versuchsdauer überhaupt keine Veränderungen ein. Die in den Rubidiumkulturen neugebildeten Blätter zeigen dagegen auffallende Störungen des Teilungsablaufs der Plastiden. Bei der Teilung entstehen nicht zwei gleich große Teilstücke, sondern die Teilung verläuft ungleich. Es kommt zur Abschnürung von Zwergplastiden von nur  $1\text{ }\mu$  Durchmesser, daneben entstehen Teilstücke, die

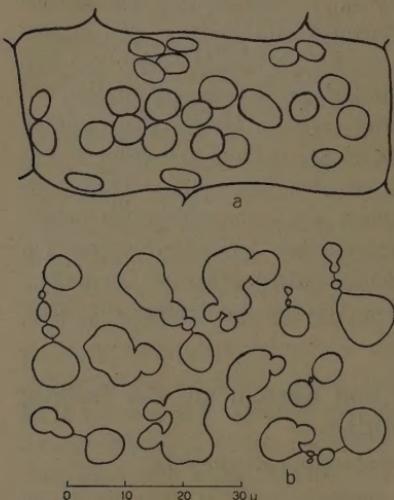
einen Durchmesser bis zu  $10\text{ }\mu$  erreichen, also einen bedeutend größeren als die normalen Plastiden, deren Durchschnittsgröße  $5\text{ }\mu$  beträgt. Häufig ist gleichzeitige Einschnürung in drei oder vier verschiedene große Teilstücke zu beobachten. Die Teilungsebenen können dabei in verschiedenen Richtungen liegen. Der Teilungsvorgang selbst erscheint gegen normale Pflanzen verzögert. Die Teilstücke bleiben oft noch längere Zeit durch feine, farblose Fäden miteinander verbunden, so daß manchmal Ketten von drei oder vier ungleich großen Plastiden entstehen (Abb. 1). Das Bild erinnert dann an die Plastidenketten bei *Selaginella*.

Die ungleichen Teilungen lassen sich am vierten Tag nach Beginn

Abb. 1. Plastiden von *Helodea canadensis*.  
a Normale Zelle der Blattoberseite. b Einzelne Plastiden nach einwöchigem Aufenthalt der Sprosse in 0,01 mol. RbCl in Leitungswasser.

des Versuchs zuerst in der Wachstumszone der neugebildeten Blätter beobachten und treten dann in der ganzen Blattfläche auf. An den Seitensprossen ist die Störung meist etwas stärker ausgeprägt als am Hauptproß. Nach Beendigung der Teilungsvorgänge enthalten die Zellen zahlreiche Plastiden in allen Größenordnungen von  $1\text{ }\mu$ — $10\text{ }\mu$  Durchmesser. Die Variationsbreite der Plastiden ist also gegenüber normalen Pflanzen beträchtlich vergrößert. Weitere Veränderungen treten dann nicht ein.

Abgesehen von der Änderung der Plastidenteilung und der allmählichen Schädigung der Vegetationspunkte ist das Rubidium in der verwendeten Konzentration völlig ungiftig. Die Zellen zeigen völlig nor-



male Plasmabeschaßenheit. Die Plastiden behalten normale Assimilationsfähigkeit und bilden reichlich Stärke. Die Granastruktur der Plastiden bleibt normal. Die Schädigung der Vegetationspunkte deutet darauf hin, daß das Rubidium ähnlich wie Kalium in den Meristemen angereichert wird.

In höheren Konzentrationen bewirkt Rubidium starke Hemmung des Wachstums. In der Teilung der Plastiden zeigen sich keine wesentlichen Unterschiede. In Konzentrationen von  $\frac{1}{200}$ ,  $\frac{1}{300}$ ,  $\frac{1}{400}$  mol. nimmt der Einfluß auf die Plastidenteilung allmählich ab. Die Größenunterschiede der Plastidenteilstücke werden geringer und in zunehmendem Maße treten normale Teilungen auf. In einer Konzentration von  $\frac{1}{500}$  mol. verlaufen die Teilungen ganz überwiegend normal.

In doppelt destilliertem Wasser mit 0,01 mol. Rubidiumchlorid konnten die Pflanzen mehrere Wochen am Leben erhalten werden. Die Plastiden der neugebildeten Blätter zeigten dieselben Störungen des Teilungsablaufes wie in den Leitungswasserkulturen. Infolge des Nahrungs Mangels war das Wachstum der Pflanzen schwächer und auch die Durchschnittsgröße der Plastiden blieb gegenüber den Leitungswasserkulturen zurück. Sonst waren keine Unterschiede festzustellen. Ich maß Plastidendurchmesser von  $1\text{ }\mu$ — $8\text{ }\mu$ .

Bekanntlich lassen sich die Wirkungen der Alkalimetallsalze durch Beifügung von Erdalkalimetallsalzen abschwächen. Es war zu prüfen, ob ein solcher Ionenantagonismus auch für die Rubidiumwirkung nachzuweisen ist. Zum Versuch dienten Rubidiumchlorid- und Kalziumchloridlösungen in wechselnden Verhältnissen in doppelt destilliertem Wasser. Es zeigte sich dabei eine außerordentlich starke Wirkung des Rubidiums. Im Verhältnis (1:1) von 0,01 mol. RbCl zu 0,01 mol. CaCl<sub>2</sub> war keine Hemmung der Rubidiumwirkung zu bemerken. Erst bei einem starken Kalziumüberschuß (0,01 mol. RbCl zu 0,04 mol. CaCl<sub>2</sub>) verliefen die Teilungen vorwiegend regelmäßig.

## 2. Rubidiumversuche mit *Helodea densa* und *Helodea crispa*.

### a) *Helodea densa*.

Zu den Versuchen verwendete ich kräftige Sprosse von etwa 20 cm Länge. Sie wurden in Glasgefäßen von 3,5 Liter Inhalt kultiviert. Die Rubidiumkonzentration betrug wie bei *Helodea canadensis* 0,01 Mol im Liter Leitungswasser. Die Pflanzen blieben mehrere Monate am Leben und trieben, während die älteren Teile allmählich abstarben, immer neue Seitensprosse. Das Wachstum der Seitensprosse hielt bedeutend länger an als bei *Helodea canadensis*. Sie erreichten

Längen von über 20 cm. Dann kam es zum allmählichen Absterben der Vegetationspunkte. Abgesehen von der geringeren Größe der neugebildeten Blätter waren äußerlich keine Veränderungen festzustellen.

Auf die Teilung der Plastiden wirkt das Rubidium bei *Helodea densa* in ganz ähnlicher Weise ein wie bei *Helodea canadensis*. Im Gegensatz zu *Helodea canadensis* ist aber die Teilung auf einem viel früheren Stadium beendet. Sie erfolgt bereits in der Wachstumszone der Knospenblätter an noch nicht völlig ergründeten Plastiden. Erst

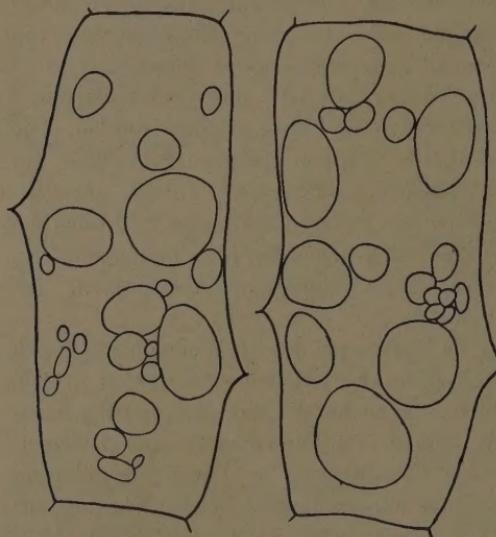


Abb. 2. *Helodea densa*. Zwei Zellen der Blattoberseite nach 5 Wochen Kultur in 0,01 mol. RbCl in Leitungswasser. Plastiden teils normal von mittlerer Größe, teils verkleinert, teils vergrößert.

Das Verhältnis der Flächeninhalte beträgt dann etwa 1:50. Da zwischen finden sich alle Übergänge. In der Blattunterseite fand ich Unterschiede von 1  $\mu$ —12  $\mu$ .

Nach mehr als achtwöchiger Kultur von *Helodea densa* in der Rubidiumlösung treten häufig auch Änderungen der Plastidenstruktur auf. Zahlreiche Plastiden zeigen Vakuolenbildung. Die Vakuolen entstehen im Innern des Plastidenstromas und sind oft noch von einer Granaschicht überdeckt. In vielen Plastiden stellen sich die Grana senkrecht zur Plastidenebene ein, so daß die Plastiden ein eigenartiges

nach beendeter Teilung wachsen die Plastiden zur vollen Größe heran. Die Wirkung des Rubidiums wird daher erst nach längerer Kultur, meist nach 2—3 Wochen, deutlich erkennbar. In herangewachsenen Blättern finden sich Teilungsstadien nur noch sehr selten. Die Größenunterschiede zwischen den Plastiden werden bei *Helodea densa* noch viel beträchtlicher als bei *Helodea canadensis* (Abb. 2). In der Blattoberseite fand ich bei den kleinsten Plastiden einen Durchmesser von 2,5  $\mu$ , bei den größten 17—18  $\mu$ .

gestreiftes Aussehen annehmen. Die von HEITZ (1936) nachgewiesene Scheibengestalt der Grana läßt sich dabei ausgezeichnet erkennen. In einigen Kulturen fand ich auch beträchtliche Änderungen in der Größe der Grana (Abb. 3). Sie erreichten einen Durchmesser von  $2\mu$ , während er sonst bei *Helodea densa* nie über  $0,5\mu$  beträgt. In den kleinsten Plastiden konnten die Grana abgezählt werden. Ich fand 2–10 Grana im Chloroplasten, in größeren Plastiden sind natürlich bedeutend mehr. Sehr gut ließ sich dabei beobachten, daß ausschließlich die Grana grün gefärbt sind. Das Plastidenstroma war völlig farblos. Die größten Grana zeigten sich in den Zellen der Blattbasis. Gegen die Blattspitze wurden die Grana allmählich kleiner und näherten sich der normalen Größe. Die Stellung der Grana war überall sehr unregelmäßig, teils parallel, teils senkrecht zur Plastiden-ebene, oft waren beide Richtungen im gleichen Chloroplasten vereinigt. Bei fortgesetzter Kontrolle der benachbarten Blätter zeigte es sich, daß die Grana sich allmählich verkleiner-ten und dabei zahlreicher wurden. Rubidium bewirkt also nach langer Einwirkung eine Verzögerung der Teilung der Grana, die ja, wie STRUGGER (1937) an etiolierten Plasti-den von *Helodea* nachwies, aus einem einzigen primären Granum entstehen. Eine direkte Beobach-tung einer Granateilung war nicht möglich.

#### b) *Helodea crispa*.

Bei *Helodea crispa* war die Veränderung der Plastiden ganz ähnlich wie bei *Helodea canadensis* (Abb. 4). Änderungen der Grana-struktur traten nicht ein.

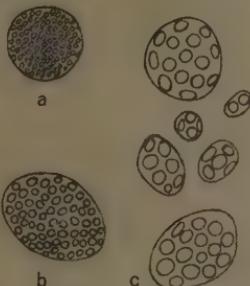


Abb. 3. Plastiden von *Helodea densa*. a normal, b und vor allem c mit vergrößerten, teilweise sehr wenigen Grana.

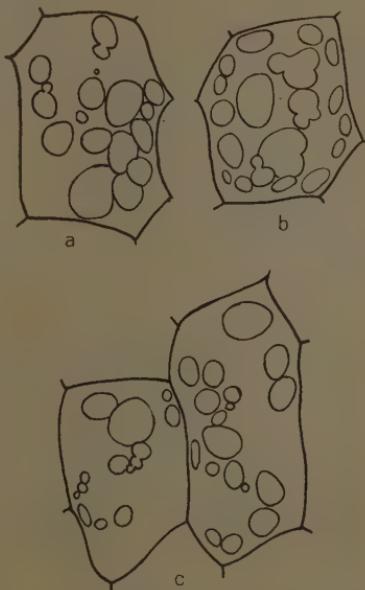


Abb. 4. *Helodea crispa*. Zellen der Blattoberseite nach zweiwöchiger Kul-tur in 0,01 mol. RbCl in Leitungswasser.

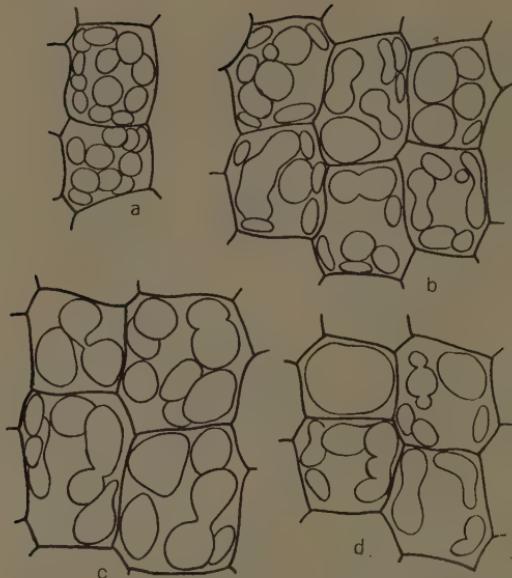


Abb. 5. Zellen aus dem Blatt von *Myriophyllum verticillatum*. a normal, b—d in 0,01 mol. RbCl in Leitungswasser. b nach 3, c nach 5, d nach 8 Wochen.

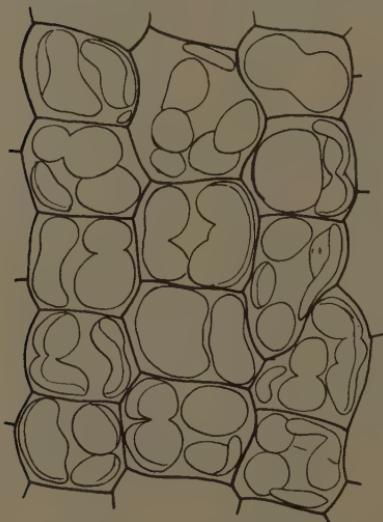


Abb. 6. Zellen aus dem Blatt von *Myriophyllum verticillatum* in 0,015 mol. RbCl in Leitungswasser nach 8 Wochen.

### 3. Rubidiumversuche mit *Myriophyllum verticillatum*.

Sprosse von *Myriophyllum* wurden in derselben Weise wie *Helodea* in Rubidiumchloridlösungen kultiviert. Nach etwa 3 Wochcn ließen sich auch hier auffällige Veränderungen der Plastidenteilung beobachten. In den Zellen traten in zunehmendem Maße stark vergrößerte Plastiden auf, auch unregelmäßige Teilungsstadien ließen sich vereinzelt beobachten. Das Charakteristische bei *Myriophyllum* ist jedoch, daß die Zahl der Plasti-

denteilungen herabgesetzt wird. Im Laufe der Zeit verringert sich die Zahl der Plastiden in den Zellen immer mehr (Abb. 5 und 6). Während normale Zellen etwa 8—12 Chloroplasten enthalten (Abb. 5 a), finden sich nach achttwöchiger Kultur in Rubidium in den meisten Zellen nur noch 2 bis 3 Plastiden, die sich durch die ganze Zelle erstrecken und oft noch an den Seitenwänden emporreichen (Abb. 6). Die Menge der Plastidensubstanz einer Zelle wird also nicht verringert. Sehr selten finden sich Zellen, die nur noch einen einzigen, manchmal stark gelappten Chloroplasten enthalten. Änderungen der Granastruktur konnte ich bei *Myriophyllum* nicht beobachten.

#### 4. Cäsiumversuche.

Die Versuche wurden an *Helodea canadensis* in der gleichen Weise wie mit Rubidiumchlorid durchgeführt. In einer Konzentration von 0,01 mol. im Liter kam es bereits innerhalb der ersten Woche regelmäßig zum Absterben der Vegetationspunkte. Die Pflanzen trieben nur wenige schwächliche Seitensprosse mit kleinen Blättern. In den wenigen neugebildeten Blättern fanden sich stellenweisenekrotische Zellen. Die alten Blätter zeigten keine Schädigungen.

Die Plastidenteilung wird in derselben Weise beeinflußt wie durch Rubidium. Es treten ebenfalls ungleiche Teilungen auf. Die Durchschnittsgröße der Plastiden ist infolge der Giftwirkung des Cäsiums bedeutend geringer als in den Rubidiumkulturen. Ich maß Durchmesser von  $1\text{ }\mu$ — $5\text{ }\mu$ . Wie in Rubidium bleiben die Teilstücke oft längere Zeit durch Fäden farblosen Plastidenstromas verbunden. Wegen des raschen Absterbens der Vegetationspunkte konnten die ungleichen Teilungen stets nur an wenigen Blättern deutlich beobachtet werden.

In geringeren Konzentrationen ist die Giftwirkung des Cäsiums nicht so stark. In  $1/_{400}$  mol. beobachtete ich noch ungleiche Teilungen. In noch schwächeren Konzentrationen verlaufen die Teilungen regelmäßig.

#### 5. Versuche mit anderen Alkalien und Erdalkalien.

Außer mit RbCl und CsCl wurden noch mit folgenden Verbindungen Kulturen mit *Helodea canadensis* und *Helodea densa* angesetzt:

LiCl, NaCl, KCl, MgCl<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub>, SrCl<sub>2</sub>.

Es kamen Lösungen in Leitungswasser und in doppelt destilliertem Wasser in verschiedenen Konzentrationen zur Verwendung. Veränderungen der Plastiden wurden nie beobachtet.

### IV. Alkaloidwirkungen an Chloroplasten.

#### 1. Die Vakuolisierung der Plastiden in Nikotin.

Im Anschluß an die Chromat- und Rubidiumversuche untersuchte ich, ob sich durch Alkalioide pathologische Veränderungen an Plastiden hervorrufen lassen, ohne die Zellen dabei abzutöten. Dabei sollte gleichzeitig die Bedeutung der C<sub>H</sub> der Lösungen für die Aufnahmefähigkeit der Pflanzenzelle für Alkalioide genauer untersucht werden.

Bei Versuchen, *Helodea* in stark verdünnten Nikotinlösungen zu kultivieren, bemerkte ich auffallende Vakuolisationserscheinungen an

den Plastiden (Abb. 7, 8). Sie erschienen von einer gespannten, kugelförmigen, farblosen Haut allseitig umgeben. Da sich das Auftreten der Veränderung als abhängig von der Belichtung erwies, benützte ich zur genaueren Untersuchung, um eine definierte, gleichbleibende Lichtquelle zu haben, eine 200-Watt-Lampe. Als Versuchspflanze diente *Helodea densa*.

Einzelne Blätter wurden in Gläsern mit Nikotinlösung gebracht und von oben belichtet. Um die Wärmestrahlung der Lampe auszuschalten, wurden die Versuchsschälchen unter einer größeren wasserfüllten Glasschale aufgestellt, die von der laufenden Wasserleitung gespeist war.

Als besonders günstig erwies sich eine Nikotinkonzentration von 1:2000 in Leitungswasser. Ich gebe zunächst eine Beschreibung des Vakuolisierungsverlaufes in dieser Konzentrationsstufe bei einer Lichtstärke von 15 000 Lux. Zum Versuch dienten stärkefreie Blätter.

Die erste Veränderung der Plastiden ist nach etwa 15 Minuten erkennbar. Sie erscheinen in der Seitenansicht ganz schwach verdickt. Die Granastruktur ist noch normal. Nach 20—25 Minuten sind die Plastiden deutlich angeschwollen, in Seitenansicht streifig. Die Grana sind noch deutlich erkennbar, höchstens etwas unregelmäßig gestellt. Nach 40 Minuten ist die Schwellung weiter verstärkt. Von der Seite gesehen erscheinen die Chloroplasten stark streifig. In Frontalstellung erscheint die Granastruktur stark gestört. Nach 45 Minuten beginnt die eigentliche Vakuoli-

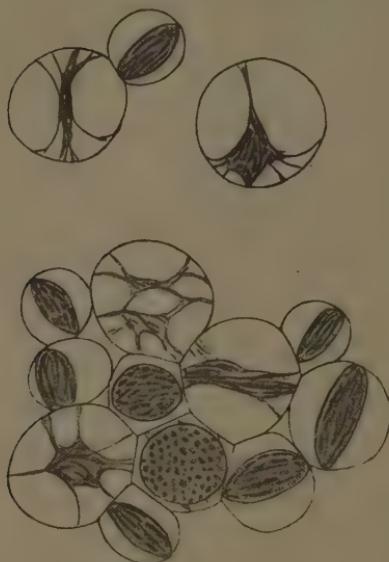


Abb. 7. Chloroplasten von *Helodea densa* in Nikotin 1:2000 in Leitungswasser und bei Beleuchtung mit 15 000 Lux nach dreistündiger Einwirkung.



Abb. 8. Mikroaufnahme von *Helodea densa*. Chloroplasten aufgeblättert durch Behandlung des Blattes mit Nikotinlösung 1:2000 und Beleuchtung mit 15 000 Lux durch 2 Stunden.

sation. Von einer Frontalseite der Plastiden löst sich die äußerste farblose Plastidengrenzschicht unter Vorwölbung vom Plastidenstroma ab. Die Ablösung tritt auch bald auf der Gegenseite ein. Während der nächsten halben Stunde rundet sich die abgelöste Grenzschicht zu einer vollständigen Kugel ab. Im weiteren Verlauf des Versuchs vergrößern sich die Vakuolen immer mehr. Nach 2—3 Stunden beträgt ihr Durchmesser etwa 10—12  $\mu$ , etwas mehr als das Doppelte des normalen Plastidendurchmessers (5  $\mu$ ). Damit ist das Höchstmaß der Aufblähung erreicht. Bei weiterer Belichtung bleibt der Vakuolendurchmesser konstant. Die Plastiden liegen dann dicht aneinandergelagert in der Zelle, wobei die Vakuolen sich an den Berührungsflächen gegenseitig abplatten. Die Plastidengrenzschicht trennt sich bei der zunehmenden Aufblähung fast vollständig vom Stroma. Das Stroma liegt dann frei in der Mitte der Vakuole, nur durch feine farblose Fäden mit der Wandung verbunden. Die Anschwellung des Stromas nimmt mehr und mehr zu. Von der Seite gesehen erscheint es in zahlreiche einzelne Lamellen aufgespalten. Die Granastruktur ist in diesem Stadium nicht mehr unterscheidbar. Bei einer Versuchsdauer von mehr als 3 Stunden kommt es schließlich bei einzelnen Plastiden zu völliger Zerstörung der Plastidenstruktur. Das Stroma wird zu einem feinen lockeren Netzwerk aufgelöst. Benachbarte Plastiden können in diesem Stadium miteinander verschmelzen. Sie liegen dann als lockere schaumige Masse in der Zelle, an der die Grenzen der einzelnen Plastiden nicht mehr unterscheidbar sind. Diese völlige Auflösung tritt aber nie an allen Plastiden der Zelle ein. Überhaupt zeigen sich in der Aufblätterung des Stromas starke Unterschiede zwischen verschiedenen *Helodea*-Sprossen. Während manche zu starker Aufblätterung und netzartiger Auflösung des Stromas neigen, bleibt in anderen auch bei langer Versuchsdauer das Stroma nahezu unverändert als geschlossene, wenig gequollene Masse in der Mitte der Vakuole erhalten, an der selbst die Grana noch deutlich zu erkennen sind. Die Vakuolisierung selbst tritt dagegen stets mit größter Regelmäßigkeit ein. Nur an stärkereichen Plastiden beginnt sie viel später und erreicht nie das Ausmaß wie an stärkefreien.

Die in den Nikotinversuchen häufig beobachtete Aufblätterung des Plastidenstromas (Abb. 8) ist sicher durch die submikroskopische Feinstruktur der Plastiden bedingt. Der submikroskopische Feinbau der Plastiden war besonders durch den Nachweis der Doppelbrechung erschlossen worden (MENKE, KÜSTER, WEBER, SAVELLI, FREY-WYSSLING). Der direkte Nachweis der submikroskopischen Lamellen glückte MENKE und KOYDL (1940) an Querschnitten von *Anthoceros*-Plastiden.

In den Nikotinversuchen wird dieselbe Erscheinung an lebenden Plastiden sichtbar. Hier werden wahrscheinlich durch die osmotische Wirkung des Assimilationszuckers die Lamellen teilweise von einander getrennt. Ein Abschätzen ihrer Zahl war nicht möglich, da sie zum Teil stark verklebt bleiben.

Die Vakuolisierung erfolgt gleichmäßig in allen Blattzellen, Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite bestehen nicht. Dagegen zeigen Blätter aus der Knospenregion einen deutlichen Längsgradienten. Nur in den ausgewachsenen Teilen der Blätter erfolgt die Vakuolisierung der Plastiden, nie jedoch in der basalen Wachstumszone. Der gleiche Gradient ist bereits für verschiedene Vitalfarben festgestellt worden, so für Methylenblau (Lilienstern 1935), Neutralrot und Rhodamine (STRUGGER 1935, 1936).

## 2. Die Wirkung verschiedener Nikotinkonzentrationen bei sonst gleichen Bedingungen (Lichtstärke 15 000 Lux).

### a) Geringere Konzentrationen.

In einer Nikotinlösung der Konzentration 1:5000 ist die Wirkung bereits deutlich abgeschwächt. Die ersten Anfänge einer Verdickung lassen sich nach einer halben Stunde feststellen. Nach einer Stunde beginnt an einzelnen Plastiden die Abhebung. Völlige Abhebung und Abrundung der Vakuolen ist nach etwa 2—2½ Stunden erreicht. Nach 3 Stunden haben die Vakuolen etwas mehr als normalen Plastiddurchmesser. Das Stroma ist meist schwach aufgelockert. Nach 5 Stunden beträgt der Vakuolendurchmesser etwa das anderthalbfache des normalen Plastiddurchmessers; er bleibt bei längerer Versuchsdauer dann im wesentlichen konstant. Die Vakuolen erreichen nicht die Größe wie in 1:2000. Die Aufblätterung des Stromas bleibt schwächer. Die völlige netzartige Auflösung tritt nur vereinzelt ein.

In 1:10000 sind die Plastiden nach 2 Stunden höchstens schwach verdickt, die Granastruktur normal. Erst nach 4—5 Stunden ist deutliche Verdickung feststellbar, in seitlicher Ansicht streifiges Aussehen. Ganz vereinzelt tritt schwache seitliche Abhebung ein. Auch bei längerer Versuchsdauer kommt es zu keinen größeren Veränderungen. Nur vereinzelt tritt Abhebung ein, die aber nicht zu völliger Abrundung der Vakuole führt.

In 1:20000 lassen sich keine Veränderungen feststellen.

### b) Die Wirkung höherer Konzentrationen.

1:1000. Die ersten Wirkungen treten etwas früher ein als in 1:2000. Nach 20 Minuten sind die Plastiden deutlich streifig, in

Frontalstellung zeigen sie unregelmäßige Granastellung. Stellenweise ist eben eintretende Abhebung erkennbar. Nach 40 Minuten ist überall deutliche Abhebung eingetreten, die Vakuolen sind noch nicht vollständig abgerundet. Nach anderthalb Stunden sind die Vakuolen abgerundet, haben normalen Plastidendurchmesser. Die Vakuolen vergrößern sich langsam weiter, bleiben aber gegen 1:2000 deutlich zurück. Auch die Aufblätterung des Stromas ist schwächer. Bei länger als 3 stündiger Versuchsdauer läßt sich langsamer Rückgang der Vakuolisierung feststellen. Nach 6 Stunden sind die Vakuolen wieder fast vollständig verschwunden, die Plastiden sind noch etwas angeschwollen und zeigen teilweise noch schwache seitliche Abhebungen. Gleichzeitig mit dem Rückgang der Vakuolisierung lassen sich Schädigungen der Zellen erkennen. Die Plasmaströmung ist verlangsamt, und es treten Kristalle auf. Im Verlauf der nächsten Stunden sterben die Zellen langsam ab.

1:500. Die Vakuolisierung beginnt ebenso wie in 1:1000. Nach anderthalb Stunden sind die Vakuolen abgerundet, das Stroma ist etwas gequollen und schwach aufgeblättert. Dann beginnt schon der Rückgang. Nach 3 Stunden ist die Vakuolisierung fast völlig verschwunden, die Zellen erscheinen geschädigt, Plasmaströmung ist noch erkennbar. Nach 5 Stunden ist bereits ein großer Teil der Zellen abgestorben. Die übrigen sind stark geschädigt. Die Plastiden zeigen keine Abhebung mehr.

In noch höheren Konzentrationen sterben die Zellen ab, ohne daß es zur Vakuolisierung kommt. Dabei tritt starke Verklebung und Verklumpung der Chloroplasten ein. Sie nehmen dabei, besonders deutlich in den Zellen der Blattoberseite, die von HERBST (1937) als Nikotinwirkung beschriebene Brückenstellung ein.

Die Versuche ergeben also ein ganz deutliches Optimum der Nikotinkonzentration. Auffällig ist, daß die Vakuolisierung in höheren Konzentrationen, sobald Schädigungen der Zellen auftreten, gehemmt wird und vor dem Tod zurückgeht. Die Vakuolisierung ist also nicht etwa ein Absterbevorgang, sondern sie erscheint vielmehr an die im wesentlichen noch ungestörte Lebensfähigkeit der Zelle gebunden.

### 3. Einfluß der $C_H$ auf die Alkaloidspeicherung.

#### a) Bisherige Beobachtungen.

Über die Abhängigkeit der Aufnahme von Alkaloiden durch die pflanzliche Zelle von der  $C_H$  des Außenmediums liegen bis jetzt noch wenig Beobachtungen vor. OVERTON (1895) kam bei seinen Unter-

suchungen zu dem Schluß, daß aus der wässrigen Lösung eines Alkaloidsalzes nur die freie Base in die Zellen einzudringen vermag, aber nicht die Ionen des Salzes. Bei Zusatz geringer Mengen von OH-Ionen, wobei die Dissoziation des Salzes zurückgedrängt wird, fand er die Giftwirkung sehr verstärkt, bei Zugabe von H-Ionen entsprechend verringert. RUHLAND (1914) untersuchte die Aufnahme einer großen Zahl von Alkaloiden und kam ebenfalls zu der Überzeugung, daß für die Wirksamkeit einer Alkaloidlösung der Gehalt an freier Base entscheidend ist. Er fand z. B. das stark dissozierte Hydrastinhydrochlorid weniger wirksam als das schwächer dissozierte Hydrastintartrat. Die Aufnahmefähigkeit der *Fontinalis*-Zellen für Alkalioide untersuchten COLLANDER u. SOMER (1932). In gepufferten Lösungen ließen sich im sauren pH-Bereich keine Wirkungen beobachten, im alkalischen Bereich steigt die Wirksamkeit deutlich mit steigendem pH-Wert. STRUGGER (1939) prüfte die CH-Abhängigkeit der Berberinsulfatspeicherung durch lebende Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa* mit Hilfe des Fluoreszenzmikroskopes. Im sauren bis zum neutralen Bereich wird der Farbstoff elektroadsorptiv von der Zellmembran gespeichert. Erst im alkalischen Bereich, besonders stark oberhalb pH 11, erfolgte die Speicherung des Alkaloids im Cytoplasma und Zellkern.

Zur Prüfung der CH-Abhängigkeit verwendete ich bei meinen Untersuchungen Phosphatpuffergemische, wie sie STRUGGER (1935, 1938) und DRAWERT (1937) angeben. Die pH-Werte wurden durch Mischen der Stammlösungen mit Lösungen der Alkalioide in doppelt destilliertem Wasser hergestellt. Die Messung erfolgte mit der Wasserstoffelektrode.

#### b) Versuche mit Nikotin.

Es wurden mehrere pH-Reihen mit verschiedenen Nikotin-Konzentrationen (1:2000 bis 1:5000) durchgeführt. Die Wirkung der Lösungen auf *Helodea densa* wurden an belichteten und unbelichteten Blättern geprüft. Die Lichtstärke betrug 15000 Lux.

Im sauren Bereich läßt sich überhaupt keine Nikotinwirkung feststellen. Die Blätter bleiben in der Pufferlösung tagelang völlig unverändert am Leben. Im alkalischen Bereich läßt sich mit steigendem pH-Wert zunehmende Einwirkung des Alkaloids beobachten. Vakuolisierung der Plastiden tritt im schwach alkalischen Bereich ein. Entsprechend dem Konzentrationsoptimum in wässriger Lösung läßt sich deutlich ein optimaler pH-Bereich feststellen. Er liegt bei einer

Nikotinkonzentration von 1:2000 zwischen pH 8,2 und 8,6 und verschiebt sich in geringeren Konzentrationen nach der alkalischen Seite. In höheren pH-Werten tritt zunehmende Schädigung der Zellen ein, verbunden mit wieder abnehmender Vakuolisierbarkeit der Plastiden. Oberhalb pH 11 sterben die Blätter unter Koagulation des Plasmas und starker Verklumpung der Plastiden in wenigen Minuten ab. Die Aufblätterung des Plastidenstromas ist in Phosphatpuffern bedeutend schwächer als in Nikotinlösungen in Leitungswasser bei gleicher Konzentration und gleichem pH-Wert. Das Plastidenstroma bleibt auch bei mehrstündiger Belichtung in der Regel unverändert erhalten. Es schwächt nur schwach an und lässt noch deutliche Granenstruktur erkennen. Die völlige netzartige Auflösung tritt in Phosphatpuffern nie ein. Die Unterschiede sind wahrscheinlich durch eine Änderung des Quellungszustandes des Plastidenstromas durch die Phosphate bedingt.

In unbelichteten Puffergemischen erfolgt Schädigung und Absterben der Zellen bei stärker alkalischer Reaktion in gleicher Weise wie im Licht. Vakuolisierung der Plastiden dagegen tritt im Dunkeln niemals, auch nicht andeutungsweise, ein.

### c) Versuche mit anderen Alkaloiden.

Außer Nikotin wurden in derselben Weise noch folgende Alkalioide untersucht:

Kokain	Hydrastin	Berberinsulfat
Atropin	Coffein	Adrenalin
Coniin	Brucin	Morphin
Colchicin.		

Bei allen konnte übereinstimmend festgestellt werden, daß im sauren Bereich, wo die Alkalioide in dissoziierter Form vorliegen, keine Aufnahme in die Zelle erfolgt. Im alkalischen Bereich tritt entsprechend der abnehmenden Dissoziation zunehmende Schädigung der Zellen ein. Oberhalb pH 11 sterben die Zellen rasch ab. Die Alkalioide verhalten sich also genau so, wie es bereits für basische Farben festgestellt wurde (STRUGGER 1935, DRAWERT 1939). Im sauren Bereich werden die Alkalioide ebenso wie basische Farben elektroadsorptiv in den Membranen gespeichert. Das lässt sich nachweisen, wenn man Blätter aus sauren Alkaloidlösungen nach vorherigem Abspülen, um die oberflächlich anhaftende und auswaschbare Alkaloidlösung zu entfernen, in alkaloidfreie stark basische Puffer überträgt. Dann sterben die Zellen zum großen Teil ab, da jetzt die ursprünglich in der Zellmembran gespeicherten Alkalioide in molekularer Form in die Zellen eindringen.

Vakuolisierung der Plastiden verursachen außer Nikotin noch Kokain, Atropin und Coniin. Die übrigen untersuchten Alkaloide verändern die Plastidenstruktur nicht, nur beim Absterben tritt starke Verquellung ein. Die Alkaloide Nikotin, Atropin und Kokain besitzen als gemeinsames Strukturelement den am Stickstoff methylierten Pyrrolidinring. Pyridin, die andere Komponente des Nikotinmoleküls, bewirkt keine Veränderung der Plastiden.

#### d) Vakuolisierung durch Kokain, Atropin und Coniin.

Mit Kokain wurden mehrere pH-Reihen mit verschiedenen Alkaloid-Konzentrationen durchgeführt. Genau wie beim Nikotin gibt es ein deutliches Konzentrationsoptimum. Die beste Vakuolisierung erhielt ich im Kokain bei einer Konzentration von 1:5000 im pH-Bereich 8,20 bis 8,60. Die Vakuolisierung beginnt ebenso wie im Nikotin mit An-



Abb. 9. *Helodea densa*. Vakuolisierung der Chloroplasten durch 2 Stunden lange Behandlung mit Kokain 1:2000. Beleuchtung 15000 Lux.

schwellen und Streifigwerden der Plastiden. Nach etwa 50 Minuten ist bei einer Lichtstärke von 15000 Lux der Querschnitt vollständig abgerundet, das Stroma stark aufgelockert. Im Gegensatz zum Nikotin erfolgt nun keine vollständige Loslösung der Plastidengrenzschicht vom Stroma, sondern das Stroma bleibt der Grenzschicht stets einseitig angelagert, es liegt nie frei in der Mitte der Vakuole. Im weiteren

Verlauf des Versuchs nimmt der Vakuolendurchmesser immer mehr zu. Nach 2½—3 Stunden ist der höchste Grad erreicht (Abb. 9). Die Vakuolen haben etwa den doppelten bis dreifachen Plastidendurchmesser. Die vakuolisierten Plastiden liegen dicht aneinandergelagert und gegenseitig abgeplattet in der Zelle. Eine Aufblätterung und Zerteilung des Stromas tritt in den gepufferten Kokainlösungen nicht ein. Die anfänglich beobachtete Auflockerung geht vielmehr nach Ablösung der Plastidengrenzschicht wieder etwas zurück. Das Stroma liegt dann der Grenzschicht als dichte, geschlossene Masse einseitig an, in der manchmal, wenn auch undeutlich, die Granastruktur noch zu erkennen ist. Der Vakuolendurchmesser bleibt mehrere Stunden konstant, dann tritt, ebenso wie im Nikotin, bei beginnender Schädigung der Zellen,

langsamer Rückgang ein. Charakteristisch für Kokain ist ferner, daß regelmäßig, schon nach 10—20 Minuten, in den meisten Zellen Tonoplastenbildung eintritt, was im Nikotin nur gelegentlich vorkommt. Sehr regelmäßig kommt es zu Vakuolenkontraktion in den Schleimidioblasten der *Helodea densa*, und zwar in allen untersuchten Alkaloiden.

Atropin ist viel weniger wirksam als Kokain. Erst in einer Konzentration von 1:500 erhielt ich starke Vakuolisierung. Sie gleicht völlig der im Kokain erhaltenen.

Coniin erwies sich als äußerst giftig. In einer Konzentration von 1:30000 erhielt ich zwischen pH 8—9 deutliche Vakuolisierung. Das Stroma liegt frei im Innern der Vakuole, ebenso wie bei der Nikotinvakuolisierung.

In der Abhängigkeit von der Belichtung stimmen die drei Alkalioide völlig mit dem Nikotin überein, ebenso im Längsgradienten der Knospenblätter.

Die beschriebenen Vakuolisationsvorgänge führen zu der Frage, ob es sich bei der sich ablösenden Oberflächenschicht um einen schon im Normalzustand vorhandenen Bestandteil der Plastiden handelt, oder ob ein durch die Alkalioide erzeugtes Kunstprodukt vorliegt.

Die Frage, ob die Plastiden eine Hülle besitzen, ist schon oft Gegenstand der Diskussion gewesen. Eine farblose Plastidenhülle beschrieb zuerst NÄGELI (1846), dann TSCHIRCH (1884) und SENN (1908). Andere Autoren bestritten das Vorhandensein einer besonderen Hülle, so v. MOHL (1856), HOFMEISTER (1867), KÜSTER (1937). A. MEYER (1883, 1920) vertrat die Auffassung, daß die Chloroplasten von einer dünnen Schicht festeren, metabolen Plasmas umgeben seien, die aber ohne feste Grenze in das übrige Cytoplasma übergehe und nicht als Bestandteil der Plastiden betrachtet werden könne. In letzter Zeit wurde die Frage der Plastidenhülle von WIELER (1936) erneut geprüft. Er untersuchte die Chloroplasten zahlreicher Pflanzen und konnte überall eine Hülle nachweisen. Die Hülle regelt nach WIELERS Auffassung den Stoffaustausch der Plastiden, besonders die Diffusion des Assimilationszuckers. Auch ich konnte mich von dem Vorhandensein eines farblosen Saumes um die Plastiden bei *Helodea* und anderen Versuchspflanzen, besonders deutlich bei Lebermoosen, überzeugen (Optik: Ölimmersion 100fach, Okular 10fach). Die bei der Vakuolisierung sich ablösende Oberflächenschicht ist nach meinen Beobachtungen identisch mit dieser bereits im normalen Zustande vorhandenen Zone, also kein Kunstprodukt.

Färbt man Blätter mit vakuolierten Plastiden vital mit lipophilen Farbstoffen wie Rhodamin B, Prune pure, Mauvein, so erscheinen die Vakuolenwandungen deutlich gefärbt. Es dürfte sich demnach bei der Chloroplastenhülle um eine lipoide Grenzschicht handeln.

Auf eine lipoide Oberflächenschicht der Chloroplasten scheinen auch die Beobachtungen von EIBL (1940) zu deuten, der durch Behandlung mit K-Oleat an den Chlorophyllbändern von *Spirogyra* farblose Lipoidtropfen erzielen konnte.

#### 4. Vakuolisierung und $\text{CO}_2$ -Assimilation.

Die Vakuolisationserscheinungen in den Alkaloidversuchen beruhen auf osmotischen Vorgängen. Das läßt sich leicht nachweisen, wenn man die Zellen plasmolysiert. Bei Plasmolyse verkleinern sich die Vakuolen, die Wandung entspannt sich, und bei genügend hoher Konzentration des Plasmolytikums verschwindet die Abhebung vollständig. Die Vakuolen erscheinen wieder, wenn man vorsichtig deplasmolysiert. Die Chloroplastenhülle nimmt also offenbar unter dem Einfluß der Alkaloide semipermeable Eigenschaften an. Der völlige Rückgang der Vakuolisierung wird, wie ich später noch ausführlicher darstellen will, erst bei hohen Konzentrationen des Plasmolytikums (über 1,0 mol. Traubenzucker) erreicht. Das deutet auf das Vorhandensein eines osmotisch sehr wirksamen Stoffes in den Vakuolen. Die Tatsache, daß die Vakuolisierung ausschließlich bei Belichtung erfolgt, läßt den Schluß zu, daß es sich dabei um den bei der Assimilation gebildeten Zucker handeln könnte. Die eigentliche Ursache der Aufblähung wäre demnach in der Photosynthese zu suchen. Die Wirkung der Alkaloide würde lediglich in einer Veränderung der Chloroplastenhülle bestehen, wodurch diese für den in den Plastiden gebildeten Assimilationszucker undurchlässig würde. Für diese Auffassung spricht auch der schon erwähnte Umstand, daß das Maximum der Aufblähung in geringen Alkaloidkonzentrationen erreicht wird, die die Lebensvorgänge noch nicht wesentlich beeinträchtigen, während die Vakuolisierung sofort gehemmt wird, sobald eine stärkere Schädigung der Zellen erkennbar wird.

Da ein lokalisierter mikrochemischer Nachweis von Zucker nicht möglich ist, mußte geprüft werden, ob durch Ausschaltung der Assimilation belichteter Blätter auch das Auftreten der Vakuolisierung verhindert wird. Vorher möchte ich noch dem Einwand begegnen, daß die Abhängigkeit der Vakuolisierung vom Licht auch durch verschiedene starkes Eindringen der Alkaloide in die Zelle bedingt sein könnte. Gegen die Annahme von stärkeren Unterschieden in der

Alkaloidpermeabilität im Licht und im Dunkeln spricht, daß Schädigung und Absterben in stärker alkalischen Puffern im Licht und im Dunkeln in gleicher Weise erfolgt, ebenso die Tonoplastenbildung in den Schleimzellen. Völlig eindeutig läßt sich das ungehemmte Eindringen der Alkaloide an einer anderen Versuchspflanze, an *Myriophyllum*, zeigen. Hier bewirken Nikotin und Kokain in allen Zellen starke Tonoplastenbildung. Außerdem entstehen im Zellsaft große, braunviolette Lipoidtropfen. Ähnliche Tropfenbildung konnte bereits GANZINGER (1938) in den Zellen der Fruchtepidermis von *Syphocarpus* unter der Einwirkung verschiedener Alkaloide feststellen. Sie beruht auf Entmischung der Lipoide des Zellsaftes. Bei *Myriophyllum* erfolgt sie im pH-Bereich 6,85—11,25 und ist völlig unabhängig von Belichtung. Belichtete Blätter zeigen im pH-Bereich 8—9 deutliche Vakuolisierung mit starker Aufblätterung des Stomas und Abhebung der Plastidenhülle.

An *Helodea* ruft Brucin starke Tropfenbildung im Zellsaft hervor, ebenfalls unabhängig von Belichtung.

Um eindeutig den Nachweis zu führen, daß die Vakuolisierung tatsächlich durch die Assimilation hervorgerufen wird, versuchte ich die Photosynthese durch Narkotisieren der Blätter auszuschalten. Ferner untersuchte ich den Einfluß von tiefen Temperaturen, von Vitalfärbung und Plasmolyse auf die Vakuolisierbarkeit der Plastiden.

#### a) Versuche mit Phenyl-Urethan.

Die Brauchbarkeit des Phenyl-Urethans als Narkotikum ist durch die Arbeiten WARBURGS (1919) und FÖCKLERS (1938) erwiesen. WARBURG fand bei *Chlorella* in Phenyl-Urethan-Konzentrationen von 1:1000 bis 1:2000 die Assimilation völlig gehemmt, in 1:12000 war sie auf die Hälfte herabgesetzt. Die Grenze für die Wirksamkeit des Narkotikums lag bei 1:50000. Für *Helodea densa* ist Phenyl-Urethan relativ ungiftig. Nach 24stündiger Einwirkung einer Konzentration von 1:2000 in Leitungswasser beobachtete ich noch keine nennenswerten Schädigungen.

Es wurden abgestufte Konzentrationsreihen von Phenyl-Urethan in Leitungswasser hergestellt, in den Konzentrationsstufen 1:2000, 1:3000, 1:4000, 1:5000, 1:6000, 1:8000, 1:10000, und Nikotin im Verhältnis 1:2000 zugesetzt. Kontrollblätter kamen in Nikotin 1:2000 ohne Phenyl-Urethan. Die Lichtstärke betrug 15000 Lux. Die pH-Werte der Lösungen lagen zwischen 8,17 und 8,30. Der Zusatz von Phenyl-Urethan verändert die Ch der Nikotinlösung nur ganz unwesentlich.

Die Versuche ergaben eine deutliche Hemmung der Vakuolisierung. Selbst nach dreistündiger Belichtung waren in Phenyl-Urethan 1:2000 noch etwa die Hälfte der Plastiden normal, die übrigen nur schwach angeschwollen. Nirgends war Abhebung festzustellen. In den übrigen Konzentrationsstufen zeigte sich Abnahme und Hemmung genau proportional der Abnahme der Phenyl-Urethan-Konzentration. In 1:10000 war kein Unterschied mit den Kontrollen festzustellen. Die Zellen zeigten in allen Konzentrationsstufen normale Plasmaströmung.

Zur Kontrolle der Nikotinversuche prüfte ich die Assimilation narkotisierter *Helodea*-Sprosse mit der Indigomethode, wie sie in MOLISCHS Mikrochemie angegeben wird. Als Versuchsgefäße dienten planparallele Glasküvetten. Tiefblaue Lösungen von Indigokarmarin in Leitungswasser, dem Phenyl-Urethan in den gleichen Konzentrationen wie in den Nikotinversuchen zugesetzt war, wurden mit Natriumhydrosulfit bis zur völligen Entfärbung reduziert. Dann wurden *Helodea*-Sprosse eingebracht und die Flüssigkeit sofort mit Paraffinöl überschichtet. Die Versuchsgläser wurden seitlich mit 15000 Lux belichtet. Die Genauigkeit der Methode ist abhängig davon, daß nur soviel  $\text{NaHSO}_3$  zugegeben wird, daß der Umschlagspunkt eben erreicht wird. Dann lassen sich selbst geringe Mengen ausgeschiedenen Sauerstoffs an der von den Sprossen ausgehenden Blaufärbung nachweisen.

Die Versuche zeigten gute Übereinstimmung mit den Nikotinversuchen. In 1:10000 begann nach 3 Minuten schwache Blaufärbung. Sie war deutlich schwächer als ohne Phenyl-Urethan. In 1:4000 war erst nach 25 Minuten Blaufärbung zu erkennen, nach 45 Minuten war sie noch sehr schwach. In 1:2000 blieb die Blaufärbung vollständig aus.

#### b) Kälteversuche.

Über den Einfluß der Temperatur auf die Assimilationsfähigkeit von *Helodea densa* liegen Beobachtungen von ARENS (1933) vor. Nach Versuchen im Thermostaten erstreckt sich der Assimulationsbereich von 10—32°. Unterhalb 10° ließ sich keine nennenswerte Sauerstoffausscheidung nachweisen. Es war also bei tiefen Temperaturen trotz Belichtung keine Vakuolisierung zu erwarten.

Die Versuche wurden im Januar 1939 gemacht. Blätter von *Helodea densa* und von *Myriophyllum* wurden in Nikotin 1:2000 in Leitungswasser und in gepufferten Lösungen in Glasschälchen vor dem Fenster des Institutes aufgestellt. Die Kontrollen befanden sich hinter dem Fenster. Während der Versuchsdauer wurden in den Versuchsschälchen plus 2—5° gemessen, in den Kontrollen 18—20°. Die Licht-

stärke betrug 2000—4000 Lux. Trotz fünfstündiger Belichtung blieben die Plastiden in der Kälte völlig normal, während die Kontrollen starke Vakuolisierung zeigten. Auch in gepufferten Lösungen trat nie Vakuolbildung ein. Die Schädigung des Plasmas in stark alkalischen Puffern war in der Kälte bedeutend geringer. Während die Kontrollblätter in pH 10,5—11 rasch abstarben, kam es in den Versuchsschälchen nur zu starker Tonoplastenbildung. Die Zellsaftentmischung bei *Myriophyllum* wird durch die Temperatur nicht beeinflußt.

### c) Nikotinversuche mit vitalgefärbten Plastiden.

STRUGGER hatte 1936 gezeigt, daß durch die Vitalfärbung mit Rhodamin B die Assimilation von *Helodea*-Sprossen zunächst nicht beeinträchtigt wird, während sie durch Rhodamin 6 G völlig gehemmt wird. In einer neueren Arbeit von A. PIRSON und F. ALBERTS (1940) wurden diese Verhältnisse an *Helodea* näher geprüft. Es zeigte sich in der Tat, daß wenigstens innerhalb der ersten Stunden nach der Vitalfärbung der Chloroplasten mit Rhodamin B die Assimilationstätigkeit nur allmählich absinkt, was GESSNER (1941) nicht auf die direkte Giftigkeit des Rhodamin B, sondern auf die photodynamische Lichtwirkung zurückführen konnte.

Wegen der starken Auswaschbarkeit der Rhodamin B-Färbung ließ ich die Blätter während der ganzen Versuchsdauer in einer Lösung von Rhodamin B im Verhältnis 1:2000 in Leitungswasser, der Nikotin im gleichen Verhältnis zugesetzt war. Es ergab sich keine Hemmung der Vakuolisierung durch die Färbung. Die Vakuolisierung trat ebenso rasch ein und die Blasen erreichten dieselbe Größe wie in den Kontrollblättern. Das Stroma der gefärbten Plastiden zeigte eine etwas stärkere Auflockerung und Zerteilung als in den Kontrollen.

Mit Rhodamin 6 G wurden die Blätter in einer Konzentration von 1:1000 in Leitungswasser gefärbt und dann in Nikotinlösung 1:2000 in Leitungswasser übertragen. Nach 5 Minuten Färbedauer war die Vakuolisierung stark gehemmt. 10 Minuten lang gefärbte Blätter zeigten auch nach dreistündiger Belichtung mit 15000 Lux keine Spur von Vakuolisierung. Dabei wiesen die Blätter während der ganzen Versuchsdauer deutliche Plasmaströmung auf.

Parallel dazu wurde die Assimilation gefärbter *Helodea*-Sprosse mit der Indigomethode geprüft. Es ergab sich völlige Übereinstimmung mit den Nikotinversuchen. Mit Rhodamin B gefärbte Sprosse zeigten unverminderte Sauerstoffausscheidung, während nach Färbung mit Rhodamin 6 G keine Blaufärbung feststellbar war.

Daß Prune pure ebenso wie die Rhodamine B und 6 G (STRUGGER) in den Grana der Chloroplasten gespeichert wird, hat DRAWERT (1938, S. 187) nach meinen Beobachtungen kurz mitgeteilt. Ebenso wie Prune pure verhalten sich Janus-Grün, Vesuvin und Mauvein. Die Färbung beruht ebenso wie die Rhodaminfärbung auf der Lipoidlöslichkeit der Farbstoffe. Eine genaue Beschreibung der Vitalfärbung der Chloroplasten durch lipoidlösliche Farbstoffe soll später gegeben werden.

Mit den genannten Farbstoffen vital gefärbte *Helodea*-Sprosse zeigten im Indigoversuch völlige Hemmung der Sauerstoffausscheidung. Im Nikotinversuch blieb nach Färbung mit Prune pure und Mauvein die Vakuolisierung nicht vollständig aus, doch war sie gegenüber den Kontrollen verzögert und trat zuerst nur an einzelnen schwächer gefärbten Plastiden ein, während daneben Plastiden mit starker Granafärbung noch keine Vakuolisierung zeigten. Die stärkere Hemmung durch Rhodamin 6 G dürfte darauf beruhen, daß diese Färbung die Granastruktur zerstört (STRUGGER), was nach Prune-pure- und Mauveinfärbung nicht geschieht. Blätter, die mit Vesuvin oder Janus-Grün gefärbt waren, starben im Nikotin nach kurzer Zeit ab.

#### d) Versuche mit plasmolysierten Blättern.

WALTER (1929) hat in seiner Arbeit über Plasmaquellung und Assimilation nachgewiesen, daß sich durch Plasmolysieren mit Rohrzucker die Assimilation von *Helodea*-Sprossen beeinflussen läßt. Nach WALTER (S. 154) ruft „Wasserentzug durch osmotisch wirksame Stoffe (Rohrzucker) bei *Helodea canadensis* eine starke Assimilationshemmung hervor. Die Assimilation nimmt proportional der Plasmaentquellung ab, um bei einer Saugkraft des Protoplasmas von 12,75 Atm. gleich 0,5 G-Mol Rohrzucker auf Null zu sinken.“ Als Maß für die Assimilation diente ihm die Abnahme der Leitfähigkeit des Wassers, die infolge des Bikarbonatverbrauchs bei der Assimilation eintritt. Bei dem vermuteten Zusammenhang zwischen Vakuolisierung und Assimilation war also im Nikotinversuch mit plasmolysierten Blättern eine Hemmung der Vakuolisierung zu erwarten.

Zum Verständnis müssen die osmotischen Grundlagen des Versuchs kurz besprochen werden. Die Vakuolisierung der Plastiden in den Alkaloidversuchen beruht auf einer Störung des osmotischen Gleichgewichts zwischen den Plastiden und dem übrigen Zellinhalt, die vermutlich dadurch entsteht, daß der während des Versuchs in den Plastiden neugebildete Assimilationszucker nicht mehr durch die undurchlässige gewordene Plastidenhülle diffundieren kann. Bei Plasmolyse

normaler Zellen bildet sich ein osmotisches Gleichgewicht zwischen Plasmolytikum und Zellinhalt. Dabei tritt auch innerhalb der Zelle wieder ein osmotisches Gleichgewicht zwischen allen Zellinhaltskörpern ein, also auch zwischen Plastiden, Plasma und Zellsaft. Entsteht nun nach eingetretenem Gleichgewicht in den Plastiden ein neuer osmotisch wirksamer Stoff, so muß dies genau wie in nicht plasmolysierten Zellen zur Vakuolenbildung führen, da hierfür nur die Differenz zwischen dem osmotischen Wert der Plastiden und dem der übrigen Zelle entscheidend ist, gleichgültig wie hoch der osmotische Wert des gesamten Zellsystems zu Beginn des Versuchs war. Ein Ausbleiben der osmotischen Schwellung der Plastiden würde daher das Aufhören der Zuckerbildung infolge der Plasmolyse anzeigen.

Ich verwandte als Plasmolytikum Traubenzucker (MERCK) in zehn Konzentrationsstufen von 0,1—1,0 mol. in Leitungswasser gelöst. Den Zuckerlösungen wurde Nikotin im Verhältnis 1:2000 zugesetzt. Stärkefreie Blätter von *Helodea densa* wurden mit 15000 Lux belichtet.

#### Ergebnisse nach einstündiger Versuchsdauer.

In den Kontrollen sind die Plastiden stark angeschwollen, streifig, im Querschnitt völlig abgerundet. Die Abhebung der Plastidenhülle hat überall eingesetzt.

0,1 mol.—0,5 mol.: Die Plastiden zeigen denselben Vakuolisationsgrad wie in den Kontrollen. Von 0,4 mol. an sind die Zellen plasmoliert.

0,6 mol.: Blattunterseite: Die Vakuolisierung ist deutlich schwächer. Die Plastiden sind stark streifig, die Abhebung geringer als in den Kontrollen. Blattoberseite: Die Vakuolisierung ist noch stärker gehemmt. Die Plastiden sind etwas angeschwollen, Abhebung ist nicht eingetreten.

0,7 mol.: Unterseite: Abgerundeter Querschnitt, streifige Plastiden, keine Abhebung. Oberseite: Ovaler Querschnitt, streifiges Stroma. Die Zellen zeigen stark schaumiges Plasma.

0,8 mol.: Unterseite: schwache Schwellung, ovaler Querschnitt. Oberseite: fast normale Plastiden.

0,9 mol.: Unterseite: sehr schwache Schwellung, von der Seite streifig, in Frontalstellung fast normale Granastruktur. Oberseite: normale Plastiden.

1,0 mol.: Unterseite: fast normale Plastiden, höchstens schwach verdickt. Oberseite: normale Plastiden.

### Ergebnisse nach zweistündiger Versuchsdauer.

In den Kontrollen ist starke Vakuolisierung eingetreten. Die Plastidenhülle hat sich vollständig vom Stroma abgelöst. Die Vakuolen haben mehr als den normalen Plastidendurchmesser.

0,1 mol.—0,5 mol.: Die Vakuolisierung ist ebenso stark wie in den Kontrollen. Das Plastidenstroma zeigt besonders deutliche gleichmäßige Aufblätterung.

0,6 mol.: Deutliche Hemmung der Vakuolisierung. Unterseite: Plastiden angeschwollen, runder Querschnitt, schwache, oft unvollständige Abhebung. Oberseite: stärker gehemmt als die Unterseite, ovaler Querschnitt, nur stellenweise schwache Abhebung.

0,7 mol.: Unterseite: stark streifige Plastiden, runder Querschnitt, nur vereinzelte mit schwacher Abhebung. Oberseite: Von der Seite gesehen streifig, etwas verdickt, in Frontalstellung fast normal.

0,8 mol.: Unterseite: runder Querschnitt, streifiges Stroma, keine Abhebung. Oberseite: fast normale Plastiden, nur in jungen Blättern noch deutlich streifig.

0,9 mol.: Unterseite: schwache Schwellung, streifig, keine Abhebung. Oberseite: Plastiden fast normal bis normal.

1,0 mol.: Unterseite: schwache Schwellung, streifig. Oberseite: normale Plastiden.

Bei längerer Versuchsdauer nimmt die Vakuolisierung in  
0,6 mol.—0,8 mol. nur noch unwesentlich zu.

Die Nikotinversuche zeigen also deutliche Abnahme der Vakuolisierbarkeit mit zunehmendem Plasmolysegrad. Das stimmt im wesentlichen mit WALTERS Befund überein. WALTER hatte festgestellt, daß bei einer Zuckerkonzentration von 0,5 mol. keine Abnahme der Leitfähigkeit erfolgt, und daraus auf Aufhören der Assimilation geschlossen. Die Nikotinversuche ergäben völlige Hemmung der Vakuolisierung in der Blattoberseite erst bei etwa 0,8 mol., in der Blattunterseite wird sie selbst in 1,0 mol. noch nicht ganz erreicht. Kontrollversuche mit der Indigomethode zeigten übereinstimmend mit den Nikotinversuchen in 0,5 mol. noch starke Blaufärbung, in 1,0 mol. noch eben erkennbare Sauerstoffausscheidung, die hier nur noch von den Unterseiten der Blätter ausging. Die Hemmung der Assimilation infolge der Plasmolyse bei Plasmolyse ist nach diesen Befunden nicht so stark, wie es WALTER angenommen hatte. WALTERS Feststellung, daß *Helodea* in Zuckerlösungen von 0,5 mol. an keine Bikarbonate mehr aufnimmt, ist meines Erachtens noch kein Beweis für völligen Stillstand der Assi-

milation. *Helodea* besitzt, wie ARENS (1936) zeigte, beträchtliche Mengen gespeicherter Bikarbonate. Bei Übertragung von *Helodea*-Sprossen in destilliertes Wasser dauert die Kalziumauscheidung und damit auch die Assimilation noch mehrere Stunden an. Außerdem hat WALTER die bei der Atmung entstehende Kohlensäure nicht berücksichtigt, die auch sofort wieder zur Assimilation verwandt werden kann. In Zuckerkonzentrationen über 0,5 mol. dürfte demnach die Assimilation erst soweit gehemmt sein, daß Atmungskohlensäure und gespeicherte Bikarbonate zur Deckung des CO<sub>2</sub>-Bedarfs ausreichen.

Die Narkose- und Kälteversuche sowie die Versuche mit plasmolierten und vitalgefärbten Blättern zeigten übereinstimmend, daß völlige Parallelität zwischen Assimilationsfähigkeit und Vakuolisierbarkeit der Plastiden besteht. Damit dürfte eindeutig der Beweis geliefert sein, daß die Vakuolisierung eine Folge der Assimilation ist.

### 5. Die Bestimmung des osmotischen Wertes der Chloroplastenvakuolen.

Wie schon oben erwähnt wurde, lassen sich die Plastidenvakuolen zum Verschwinden bringen, wenn man die Zellen plasmolysiert. Damit ist es möglich, den osmotischen Wert der Vakuolen annähernd zu bestimmen und auf diese Weise die Assimilationsleistung einzelner Plastiden zu messen.

Zu den Versuchen verwandte ich stärkefreie Blätter von *Helodea densa*. Sie wurden in gepufferte Kokainlösungen im Verhältnis 1:5000 gebracht, mit 15 000 Lux belichtet und nachträglich plasmolysiert. Die pH-Werte der Lösungen lagen zwischen 8,40 und 8,55. Als Plasmolytikum wählte ich Traubenzucker in Konzentrationen von 0,4 mol. bis 1,2 mol. Die Differenzen zwischen den einzelnen Konzentrationsstufen betrugen zwischen 0,4 mol. und 0,8 mol. jeweils 0,05 mol., zwischen 0,8 und 1,2 mol je 0,1 mol. Die Blätter wurden zuerst in die niedrigste Stufe gebracht und solange in immer höhere Konzentrationen übertragen, bis Abhebung der Plastidenhülle und osmotische Schwellung des Stromas bei der Mehrzahl der Plastiden vollständig verschwunden waren. Die Plastiden eines Blattes zeigten natürlich nicht alle genau den gleichen Vakuolisationsgrad, doch betrugen die Unterschiede nie mehr als 0,1 mol. Zu den Versuchen wählte ich Kokainlösungen, weil hierin keine Aufblätterung des Plastidenstromas erfolgt. Das Bild der Vakuolisierung ist hierdurch viel klarer als im Nikotinversuch. Auch dadurch, daß sich die Plastidengrenzschicht nur einseitig vom Stroma ablöst, läßt sich der Rückgang der Vakuolen bei Plasmolyse leichter

verfolgen. Ich beobachtete die Blattunterseite, da in den Zellen der Oberseite starke Lichtsystrophe eintrat.

Ich lasse ein Versuchsprotokoll folgen.

Plasmolysereihe VII.

4. IV. 1939.

Kokain 1:5000

pH 8,55

Licht 15000 Lux

Versuchsmaterial:

Blätter von *Helodea densa*, stärkefrei, dicht unterhalb der Kospenregion.

Versuchs-dauer	Aussehen der Plastiden	Beobachtung des Vakuolenrückgangs in Zuckerlösung
15—20 Min.	eben beginnende Schwellung, von der Seite gesehen schwach verdickt, Granastruktur normal	in 0,4 mol. wieder normales Aussehen
25 Min.	deutliche Schwellung, Grana etwas unregelmäßig	in 0,4 mol. noch schwache Schwellung; in 0,45 mol. normal
30 Min.	stärkere Schwellung, unregelmäßige, aufgelockerte Granastruktur	0,4 mol. noch schwache Schwellung, Auflockerung der Granastruktur verringert; 0,45 mol. noch eben erkennbare Schwellung; 0,5 mol. normal
40 Min.	Schwellung verstärkt, aufgelockerte Granastruktur	0,4 mol. noch deutliche Schwellung; 0,45 mol. schwache Schwellung, Granastruktur wieder regelmäßig; 0,5 mol. normal—eben sichtbare Schwellung; 0,55 mol. alles normal
50 Min.	Starke Auflockerung, vereinzelt beginnende Abhebung	0,45 mol. noch deutlich geschwollen; 0,50 mol. noch schwach streifig; 0,55 mol. fast überall normal, vereinzelt schwach streifig; 0,60 mol. alles normal
60 Min.	Starke Auflockerung, beginnende Abhebung	0,50 mol. noch deutliche Schwellung; 0,55 mol. noch schwach streifig; 0,60 mol. normal, vereinzelt schwach streifig; 0,65 mol. normal
75 Min.	stark aufgelockert, überall Abhebung	0,45 mol. Blasen verkleinert, noch starke Auflockerung; 0,60 mol. deutlich geschwollen, nur vereinzelt noch Abhebung; 0,70 mol. fast normale Plastiden; 0,80 mol. normale Plastiden
90 Min.	Vakuolen größer als normaler Plastidendurchmesser, Plastidenstroma wieder kompakter	0,60 mol. Blasen fast völlig zurückgegangen, Stroma noch angeschwollen, streifig; 0,70 mol. schwach streifig; 0,80 mol. schwach streifig; 0,90 mol. normal-schwach streifig; 1,0 mol. Schwellung völlig geschwunden

105 Min.	Vakuolen weiter vergrößert	0,50 mol. Blasen verkleinert, Stroma aufgelockert; 0,60 mol. schwache Auflockierung; 0,80 mol. schwach streifig; 0,90 mol. schwach streifig, fast keine Schwellung mehr; 1,0 mol. keine Schwellung
120 Min.	Vakuolen mit mehrfachem Plastidendurchmesser	0,60 mol. Blasen stark verkleinert; 0,70 mol. einzelne Plast. noch schwache Abhebung, Stroma angeschwollen; 0,80 mol. noch deutliche Schwellung; 0,90 mol. desgl.; 1,0 mol. noch schwach geschwollen, streifig; 1,1 mol. keine Schwellung
140 Min.	mehrfacher Plastidendurchmesser der Blasen	0,70 mol. verkleinerte Blasen, geschwollenes Stroma; 0,80 mol. noch kleine Blasen; 0,90 mol. noch schwache seitliche Abhebung; 1,0 mol. sehr geringe Abhebung; 1,1 mol. noch schwache Schwellung; 1,2 mol. keine Schwellung mehr
160 Min.	mehrfacher Plastidendurchmesser der Blasen	0,60 mol. Blasen verkleinert, noch etwa 2facher Durchmesser; 0,80 mol. verkleinerte entspannte Blasen; 0,90 mol. Blasen weiter verkleinert, 1,00 mol. noch deutliche Abhebung; 1,10 mol. Plastiden geschwollen, vereinzelt noch geringe Abhebung; 1,20 mol. streifige Plastiden, normale Größe
180 Min.	keine weiteren Veränderungen	

Der osmotische Wert der Vakuolen steigt also linear an und erreicht nach etwa 3 Stunden einen Wert von 1,2 mol. Traubenzucker. Noch höhere Werte lassen sich auch bei längerer Versuchsdauer nicht erzielen. Am schnellsten steigt der osmotische Wert in eben ausgewachsenen Blättern dicht unterhalb der Knospenregion an. Ältere Blätter vom 20. bis 25. Wirtel unterhalb der Spitze blieben im Vergleich in derselben Zeit um etwa 0,1 mol. zurück, auch stieg in ihnen der osmotische Wert kaum über 1,0 mol.

Die Plasmolyse wird bis zu einer Konzentration von 0,8 mol. Traubenzucker von sämtlichen Zellen vertragen. In höheren Konzentrationen sterben in zunehmendem Maße einzelne Zellen ab. Nach dreistündiger Versuchsdauer erreicht noch etwa die Hälfte der Zellen lebend die Konzentration von 1,2 mol. Nach noch längerer Belichtung sterben nahezu sämtliche Zellen während des Plasmolysierens ab.

## 6. Vakuolisierung der Plastiden in Wasser.

### a) Bisherige Beobachtungen.

Vakuolisationsvorgänge an Plastiden, die den hier beschriebenen Erscheinungen ähneln, sind schon seit langem bekannt. Durch Behandlung von Plastiden mit hypotonischen Medien konnten zahlreiche

Autoren an verschiedensten Objekten Vakuolenbildung hervorrufen (MOHL 1855, HOFMEISTER 1867, KÜSTER 1904, 1937 u. andere). An Plastiden maritimer Algen lassen sich Vakuolen durch Übertragung des Zellinhalts in Süßwasser erzielen. LEPESCHKIN (1926) und KÜSTER (1937) untersuchten diese Vorgänge an *Bryopsis*, BIEBL (1938) konnte an Plastiden von Rotalgen die gleichen Erscheinungen beobachten. Diese Vakuolisationserscheinungen beruhen ähnlich wie die Alkaloidvakuolisierung auf osmotischen Vorgängen. Sie kommen durch Wasseraufnahme in den hypotonischen Medien zustande. Das osmotische Verhalten der Vakuolen untersuchte besonders PONOMAREW (1914). Bei *Spirogyra* entstehen Vakuolen bei Berührung der Chlorophyllbänder mit Wasser oder 1% NaCl-Lösung. Sie lassen sich mit 15—20% Zuckerlösung beseitigen, bei Übertragung in destilliertes Wasser erscheinen sie wieder. Auch BIEBL (1940) konnte an vakuolig degenerierten Plastiden von *Hookeria lucens* durch Plasmolyse einen Rückgang der Vakuolisierung erzielen.

Nach der oben geäußerten Auffassung vom Bau der Plastiden wäre zu erwarten, daß sich diese Vakuolisationsvorgänge genau wie im Alkaloidversuch unter Aufblähung der äußeren Plastidenhülle vollziehen. Die in der Literatur vorliegenden Beschreibungen lassen sich zum Teil mit dieser Auffassung vereinen, zum Teil werden aber ganz abweichende Darstellungen gegeben. Soweit sich diese auf *Bryopsis* oder auf die Konjugaten beziehen, müssen sie hier unerörtert bleiben, da deren abweichend gestaltete Chromatophoren möglicherweise auch einen anderen Feinbau besitzen. Die Darstellungen des Vakuolisationsverlaufes bei höheren Pflanzen müssen aber kurz behandelt werden.

Die ersten Beschreibungen von Vakuolisationsvorgängen gaben GÖPPERT u. COHN (1849). Sie fanden bei *Nitella* nach Behandlung mit Wasser die angeschwollenen Plastiden von einer farblosen Haut umgeben, die sie für identisch mit NÄGELIS Plastidenmembran ansahen.

MOHL (1855) untersuchte die Vakuolisierung an zahlreichen Objekten (*Spirogyra*, *Zygnuma*, *Anthoceros* und viele höhere Pflanzen). Als besonders günstige Versuchspflanze erwies sich *Clivia*. Nach MOHLS Beschreibung entsteht im Innern der Plastiden eine ungefärbte Blase, die sich ausdehnt, die grüne Plastidensubstanz beiseite schiebt und schließlich nach außen durchbricht. Die grüne Plastidensubstanz soll zuletzt der schleimigen Substanz, in welcher die Vakuole liegt, von außen anliegen. Von einer äußeren, das Chlorophyllkorn umhüllenden Membran ist nach MOHL keine Spur zu entdecken, doch sei eine festere Beschaffenheit der äußersten Schicht des Chlorophyllkernes

wahrscheinlich. Daß die Plastiden der höheren Pflanzen bei dichter Lagerung durch eine farblose Zwischenschicht getrennt sind, hat aber auch MOHL beobachtet. Sie sind nach seiner Auffassung in eine schleimige Schicht eingebettet, die den gegenseitigen Druck überträgt, so daß sie sich gegenseitig abplatten, ohne daß sie sich unmittelbar berühren.

Die gleiche Darstellung des Vakuolisationsverlaufes gibt HOFMEISTER (1867). Auch er bestreitet die Existenz einer Plastidenmembran.

KÜSTER (1904) beschreibt Vakuolisierung bei *Sedum Sieboldii* und *Funaria*. Bei *Funaria* kommt es, wenn man die Blättchen auf 0,5 bis 2 % Knopscher Nährlösung schwimmen läßt, zu Vakuolenbildung in den Zellen des unteren Blatteils und des Blattrandes. In den Plastiden entsteht ein großer Saftraum, von einer feinen Haut umspannt, der die grüne Substanz an die Seite drängt. Dabei entstehen sehr mannigfaltige Bilder. KÜSTER schreibt dazu: „Auf unsere Frage, ob die Chlorophyllkörper eine Haut besitzen, geben die hier mitgeteilten Beobachtungen nur unvollkommen Antwort. Als festgestellt kann lediglich betrachtet werden, daß nach bestimmten Eingriffen eine das Chlorophyllkorn umspannende Haut sichtbar wird, — ob sie als Teil des Chlorophyllkorns oder als besonders feste Grenzschicht des Zytosplasmas anzusprechen ist, lassen wir zunächst unerörtert. Möglicherweise entsteht diese Haut erst während und infolge unserer Eingriffe, ihre Ergebnisse lassen daher zwingende Schlüsse auf den Bau des normalen Chlorophyllkernes nicht ohne weiteres zu.“

Die hier von KÜSTER gegebene Darstellung läßt sich ohne Schwierigkeit mit der Alkaloidvakuolisierung vereinbaren. KÜSTER hat danach auch die Plastidensubstanz im Innern der umspannenden Vakuolenhaut beobachtet. 1937 gibt er eine Beschreibung der Vakuolisierung von *Bryopsis*, die mit MOHLS Beobachtungen übereinstimmt. Danach entsteht hier die Vakuolenwandung als Neubildung im Innern der Plastidensubstanz. Sie bricht nach außen durch und trägt dann die Plastidensubstanz auf ihrer Außenfläche. Eine äußere Plastidenhülle ist nicht vorhanden. Die gleichen Verhältnisse sollen auch bei den Plastiden der höheren Pflanzen bestehen.

BIEBL (1936) beschreibt die Vakuolisierung von Rotalgenplastiden nach Einwirkung von Süßwasser. Seine Abbildungen lassen klar erkennen, daß die Plastidensubstanz innerhalb der Vakuolenhülle liegt. Erst nach Zerstörung der Vakuolen tritt der Farbstoff aus und färbt das Zytosplasma rot.

### b) Eigene Beobachtungen.

Diese widersprechenden Angaben machten es nötig, die Wirkung des Wassers auf die Plastiden an einigen Versuchspflanzen zu prüfen.

*Helodea densa*. Die Einwirkung des Wassers läßt sich sehr leicht an zerschnittenen Blättern verfolgen. In den geöffneten Zellen schwollen die Plastiden an und bekommen ein streifiges Aussehen, genau wie im beginnenden Nikotinversuch. Zum Teil kommt es zu Vakuolenbildung. Sie erfolgt durch Ablösung der Oberflächenschicht der Plastiden. Die Aufblähung erreicht nicht das Ausmaß wie im Nikotinversuch, aber sonst bestehen keine Unterschiede.

*Clivia*. Die Vakuolenbildung läßt sich hier ausgezeichnet beobachten, wie schon MOHL betonte. Bei Behandlung von Flächenschnitten mit Wasser kommt es in verletzten Zellen sehr schnell zu Vakuolisierung. Sie erfolgt genau wie bei *Helodea* durch Ablösung einer farblosen Oberflächenschicht. Ich konnte zahlreiche Plastiden beobachten, bei denen sich die Oberflächenschicht allseitig vom Stroma ablöste. Ähnlich wie in den Nikotinversuchen bei *Helodea* liegt dann die grüne Plastidensubstanz etwas deformiert im Innern der Vakuole, nur stellenweise noch durch feine Fäden mit der Grenzschicht verbunden. Wenn es nur zu einseitiger Ablösung der Grenzschicht kommt, ist das Bild nicht ganz so deutlich, doch zeigt auch hier genaue Beobachtung, daß das Stroma nicht außerhalb der Vakuole liegt. Von einem Hervorbrechen einer Blase aus dem Innern der Plastiden läßt sich nie etwas bemerken.

Die gleichen Erscheinungen beobachtete ich bei *Allium*, *Iris* und *Acorus*. Wegen der geringen Größe der Plastiden lassen sie sich nicht ganz so leicht verfolgen, wie bei *Clivia*, ergeben aber eindeutig das gleiche Bild.

Die Darstellung der Plastidenvakuolisierung, die MOHL und in letzter Zeit KÜSTER gäben, trifft demnach wenigstens für die höheren Pflanzen nicht zu. In allen beobachteten Fällen zeigt sich die Vakuolenwandung identisch mit der äußeren Grenzschicht der Plastiden.

Wichtig ist eine andere Feststellung MOHLS. Bei den höheren Pflanzen konnte er zwei Gruppen von Plastiden unterscheiden. Die Plastiden der ersten Gruppe, als Beispiel führt er *Ceratophyllum demersum* an, führen regelmäßig Stärke. Wasserbehandlung führt bei ihnen höchstens zu leichtem Anschwellen, Vakuolen dagegen lassen sich nur sehr schwer oder garnicht erzielen. Die Plastiden der anderen Gruppe sind regelmäßig stärkefrei und vakuolisieren sich rasch bei Berührung mit Wasser. So *Clivia*, *Iris*, *Allium*, *Tulipa*, *Yucca*, *Ilex*, *Menyanthes*

und noch verschiedene andere, als saccharophyll bekannte Arten. Das läßt die Vermutung zu, daß auch hier der Zuckergehalt der Plastiden für die Vakuolenbildung entscheidend sein dürfte. Damit würde sich völlige Übereinstimmung mit der Alkaloidvakuolisierung ergeben.

### 7. Nikotinversuche mit anderen Pflanzen.

Die Nikotinversuche wurden noch auf einige andere Pflanzen ausgedehnt, die sich im Stärkegehalt der Blätter einigermaßen unterscheiden. Eine extrem saccharophylle Pflanze mit geeigneter Beschaffenheit der Blätter stand mir leider nicht zur Verfügung. Blattschnitte sind wegen der Einwirkung des Wassers auf die Plastiden geschädigter Zellen nicht gut zu brauchen.

Zwischen *Helodea densa*, *Helodea canadensis* und *Helodea crispa* lassen sich keine Unterschiede feststellen.

Die Vakuolisierung von *Myriophyllum* wurde schon erwähnt. *Myriophyllum* zeigt ebenso wie *Helodea* in den gleichen Konzentrationen schon nach einer Stunde deutliche Vakuolisierung und Aufblätterung des Plastidenstromas. Ebenso wie *Myriophyllum* verhält sich *Potamogeton obtusifolius*. Die Vakuolisierung ist bei beiden Versuchspflanzen wegen starker Lipoidtropfenbildung im Zellsaft schwer zu sehen.

*Fontinalis* zeigt ebenfalls deutliche Vakuolisierung. Die Plastiden werden völlig kugelförmig und weisen starke Aufblätterung des Stromas auf.

*Utricularia*. Im Gegensatz zu den bisher erwähnten Pflanzen läßt sich bei *Utricularia* Vakuolisierung nur sehr schwer erzielen. In einer Nikotinlösung von 1:2000 in Leitungswasser zeigte sich nach zweistündiger Belichtung mit 15 000 Lux nur an den Fangblasen schwaches Anschwellen und Streifigwerden der Plastiden. Nach drei Stunden trat an den Fangblasen auch stellenweise Abhebung ein. Die Plastiden der übrigen Blattfläche behielten völlig normale Granastruktur. Erst nach dreistündiger Belichtung im direkten Sonnenlicht von 60 000 Lux kam es auch hier zu Schwellung und an den Blattspitzen auch zur Abhebung der Chloroplastenhülle.

*Ambulia*. Blätter der submersen Scrophulariacee *Ambulia* wurden mit Nikotinlösungen verschiedener Konzentrationen in Leitungswasser infiltriert und mit 20 000 Lux belichtet. In Konzentrationen von 1:2000 und weniger wurden auch nach fünfstündiger Belichtung keine Veränderungen erzielt. In 1:1000 waren nach fünf Stunden die Plastiden noch normal, zum Teil schwach geschwollen und streifig. In 1:500 blieben die Plastiden während der ersten zwei Stunden unverändert, erst dann

trat allmählich Vakuolisierung ein, verbunden mit starker Auflockerung des Stromas.

*Helxine Soleirolii*. Die Versuchsanordnung war die gleiche wie bei *Ambulia*. In den Parenchymzellen traten nach kurzer Zeit Entmischungstropfen auf. Sie sind in 1:500 knäuförmig zusammengeballt. In geringeren Konzentrationen bilden sich große Einzeltropfen. In 1:500 schwellen nach einstündiger Belichtung die Plastiden der unteren Epidermis an, in den Parenchymzellen und Palisadenzellen dagegen erst nach mehr als zweistündiger Belichtung. Deutliche Abhebung trat nur in der Epidermis ein. Geringere Konzentrationen waren wirkungslos.

Es konnte also bei allen untersuchten Pflanzen Vakuolisierung der Plastiden erreicht werden. Die Alkaloide scheinen überall die gleichen Wirkungen auszuüben. Auffällig sind jedoch die großen Unterschiede in der Vakuolisierbarkeit bei verschiedenen Pflanzen. Während bei manchen, wie den *Helodea*-Arten und *Myriophyllum*, rasch starke Vakuolisierung eintritt, läßt sich bei anderen, wie *Utricularia*, *Ambulia*, *Helxine* Vakuolisierung erst bei längerer Einwirkung höherer Konzentrationen und lang dauernder starker Belichtung erreichen. Darin kommen vielleicht Unterschiede in der Zucker- und Stärkebildung bei der Assimilation zum Ausdruck. Es wäre ja zu erwarten, daß bei Saccharophylen die Vakuolenbildung rascher und stärker eintritt als bei Pflanzen, die vorwiegend die osmotisch nicht wirksame Stärke bilden.

*Helxine*, *Utricularia* und *Ambulia* gehören nun zweifellos zu den amylophylle Pflanzen, wie sich aus dem regelmäßigen Stärkevorkommen in belichteten Blättern ergibt. Auch während der Nikotinversuche konnte bei ihnen Vermehrung der Assimilationsstärke in den Plastiden beobachtet werden. *Helodea* dagegen müßte dann zu den saccharophylen Pflanzen gezählt werden. Nun ist *Helodea* zweifellos zur Stärkebildung befähigt, scheint mir aber nicht zu den ausgesprochen amylophylle Pflanzen zu gehören. Bei meinem Versuchsmaterial fand ich rasch wachsende Sprosse in der Regel auch bei stärkerer Belichtung ganz oder nahezu frei von Stärke, dagegen reichlich Stärkebildung in Sprossen, die im Wachstum gehemmt waren. In RbCl-Kulturen von *Helodea canadensis* fand ich viel Stärke in Sprossen, die infolge der Schädigung der Vegetationspunkte nicht weiter wuchsen. *Helodea* scheint also nur bei starkem Überschuß von Assimilaten Stärke in den Plastiden zu bilden. Auch die eigenartige Verteilung der Stärke, mit dem Maximum an der Blattbasis, wo sicher die geringste Photosynthese

stattfindet, spricht dafür, daß es sich dabei um Speicherstärke und nicht um Assimilationsstärke handelt. Auch bei *Myriophyllum* fand ich die Chloroplasten der Epidermiszellen fast stets stärkefrei, nur die tieferen Zellschichten enthalten reichlich Speicherstärke.

Die Unterschiede können natürlich auch durch verschiedene Speicherung der Alkaloide bedingt sein. Auch kann die Assimilationsleistung der einzelnen Plastiden verschiedener Pflanzen bei sonst gleichen Bedingungen verschieden sein. Zur Klärung der Frage müßten noch weitere Versuche mit verschiedenen Pflanzen unternommen werden.

## V. Zusammenfassung.

An den Chloroplasten von *Helodea canadensis* werden bei Kultur in 0,05 %igen Lösungen von Chromaten, z. B.  $K_2CrO_4$ , Reduktionserscheinungen beobachtet. Unter Verkleinerung der Plastiden verschwindet im Verlauf von acht Wochen das Chlorophyll vollständig, während die Karotinoide erhalten bleiben. Damit werden die Beobachtungen von KLEBS 1888 bestätigt. Ähnliche Erscheinungen bewirken  $K_2Cr_2O_7$ ,  $Na_2CrO_4$ ,  $Na_2MoO_4$ ,  $Na_2WO_4$ ,  $CoCl_2$ ,  $NiCl_2$ ,  $NH_4VO_3$  und Rutheniumrot. Die Veränderung der Plastiden durch Chromate stimmt weitgehend mit der von MACKE durch Behandlung mit Bor erhaltenen Plastidenreduktion überein. Auch die von MACKE beschriebenen Pektinwucherungen der Zellwände treten unter der Einwirkung von Chromaten und von Rutheniumrot auf.

Die Chromatwirkung trat nur an ausgewachsenen Blättern ein.

Rubidiumchlorid bewirkt in Konzentrationen von 0,01 Mol bei *Helodea canadensis* Störungen der Plastidenteilung. Es werden Zwergplastiden von nur  $1\mu$  Durchmesser abgeschnürt, während andere Teilstücke mit  $10\mu$  den doppelten Durchmesser der normalen Plastiden erreichen. Die Teilstücke bleiben oft noch längere Zeit durch Fäden farblosen Plastidenstromas verbunden. Bei *Helodea densa* treten Größenunterschiede von  $1\mu$  bis zu  $18\mu$  auf. Außerdem kommt es hier zu Veränderungen der Granstrukturen und zu Vakuolenbildung im Plastidenstroma. Bei *Myriophyllum* verringert sich die Zahl der Plastiden innerhalb der Zelle im Verlauf von 6—8 Wochen bis auf 2—4, während die einzelnen Plastiden an Größe zunehmen. Vereinzelte Zellen enthalten nur noch einen einzigen großen Chloroplasten.

Cäsiumchlorid bewirkt bei *Helodea canadensis* ähnliche Erscheinungen wie Rubidiumchlorid.

Die Rubidiumwirkung erstreckte sich nur auf junge, wachsende Blätter.

Die Alkaloide Nikotin, Kokain, Atropin und Coniin bewirken Vakuolisierungsscheinungen an den Chloroplasten von *Helodea* und einigen anderen Versuchspflanzen. Die Vakuolenbildung erfolgt unter Ablösung einer farblosen Oberflächenschicht vom Plastidenstroma.

Die Vakuolisierung tritt nur an belichteten Blättern ein. Hemmung der Assimilation durch Phenyl-Urethan, tiefe Temperatur, Vitalfärbung und Plasmolyse hemmt auch die Vakuolisierung.

Zur Erklärung der Vakuolenbildung wird angenommen, daß die Alkaloide die Diffusion des Assimilationszuckers durch die Plastidengrenzschicht erschweren oder verhindern, wodurch eine osmotische Aufblähung der Plastiden bewirkt wird.

Bei Prüfung des osmotischen Verhaltens der Plastidenvakuolen durch Plasmolysieren der Blätter zeigt es sich, daß in den Plastiden osmotische Werte auftreten, die einer Lösung von 1,2 Mol Traubenzucker entsprechen.

Die Prüfung der Abhängigkeit der Alkaloidspeicherung von der  $C_H$  des Außenmediums ergibt, daß die Alkaloide nur als Molekül von der Zelle aufgenommen werden. Es zeigt sich völlige Übereinstimmung zwischen Alkaloiden und basischen Farben. Im sauren pH-Bereich werden die Alkaloide elektroadsorptiv in den Zellmembranen gebunden. Im alkalischen Bereich erfolgt zunehmende Speicherung im Zellinnern entsprechend der abnehmenden Dissoziation. Oberhalb pH 11 sterben die Zellen rasch ab. Die Vakuolisierung der Plastiden erfolgt im schwach alkalischen Bereich.

---

Die mitgeteilten Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Jena unter Leitung von Herrn Doz. Dr. STRUGGER, jetzt Professor in Hannover, ausgeführt, dem ich für seine stete Hilfe bestens danke.

### Literaturverzeichnis.

ARENS, Physiologisch polarisierter Massenaustausch bei submersen Wasserpflanzen. I. Planta **20**, 621 (1933). II. Jahrb. wiss. Bot. **88**, 513 (1936). — BIEBL, Untersuchungen an Rotalgen-Plastiden. Protoplasma **26**, 386 (1936). — Ders., Einige zellphysiologische Beobachtungen an *Hookeria lucens* (L.) SM. Oesterr. Bot. Z. **89**, 300 (1940). — COLLANDER & SOMER, Über die angebliche Permeabilität der Fontinaliszellen für Alkaloidkationen. Protoplasma **14**, 1 (1932). — DOUTRELIGNE, Notes sur la structure des chloroplastes. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam Proc. **38**, 886 (1935). — DRAWERT, Über die Aufnahme und Speicherung von Prune pure durch die pflanzliche Zelle. Planta **29**, 179 (1938). — Ders., Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. I. Versuche mit Rhodaminen. Planta **29**, 376 (1939). II. Die Aufnahme basischer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem. Flora **134**, 159 (1940). — EIBI, Lipophanerose der Plastiden von *Spirogyra* durch K-Oleat und andere Seifen. Protoplasma **34**, 343 (1940). — FÖCKLER, Über den Einfluß

des Lichtes auf die Atmung farbloser und assimilierender Gewebe und seine Rolle beim funktionellen Sonnenstich. *Jahrb. wiss. Bot.* **87**, 45 (1938). — FREY-WYSSLING, Der Aufbau der Chlorophyllkörper. *Protoplasma* **29**, 279 (1938). — HERTZ, Untersuchungen über den Bau der Plastiden. I. Die gerichteten Chlorophyllscheiben der Chloroplasten. *Planta* **26**, 134 (1936). — Ders., Gerichtete Chlorophyllscheiben als strukturelle Assimilationseinheiten der Chloroplasten. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **54**, 362 (1936). — HERBST, Das Helodeablatt als Testobjekt zum Studium der Wirkung von Schädlingsbekämpfungsmitteln. *Protoplasma* **27**, 455 (1937). — HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — GESSNER, Die Assimilation vitalgefärbter Chloroplasten. *Planta* **32**, 1 (1941). — GANZINGER, Alkaloidwirkungen an *Symporicarpus*-zellen. *Protoplasma* **30**, 488 (1938). — KLEBS, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. *Unters. bot. Inst. Tübingen* **2**, 489 (1888). — KÜSTER, E., Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle. *Zeitschr. f. allgem. Physiologie* **4**, 221 (1904). — Ders., Die Pathologie der Plastiden. Berlin 1937. — LEPESCHKIN, Über das Protoplasma und die Chloroplasten von *Bryopsis plumosa*. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **44**, 14 (1926). — LILIENSTERN, Altersunterschiede von Zellen einiger Wasserpflanzen in Bezug auf ihr Reduktionsvermögen. *Protoplasma* **23**, 86 (1935). — MACKE, Untersuchungen über die Wirkung des Bors auf *Helodea canadensis*. *Zeitschr. f. Bot.* **34**, 241 (1939). — MENKE, Chloroplastenstudien. I. *Protoplasma* **21**, 279 (1934). II. *Protoplasma* **22**, 56 (1935). — MENKE u. KÜSTER, H. I., Dichroismus und Doppelbrechung vergoldeter Chloroplasten. *Protoplasma* **30**, 283 (1938). — MENKE u. KOYDL, Direkter Nachweis des lamellaren Feinbaus der Chloroplasten von *Anthoceros*. *Naturwiss.* **27**, 29 (1939). — MEYER, A., Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig 1883. — Ders., Die „Hölle“ der Chromatophoren. *Ber. dtsch. Bot. Ges.* **40**, 161 (1920). — v. MOHL, Über den Bau des Chlorophylls. *Bot. Zeitung* **13**, 89, 105 (1855). — v. NÄGELI, Bläschenförmige Gebilde im Inhalt der Pflanzenzelle. *Zeitschr. f. wiss. Bot.* 3.—4. Heft (1846). — OVERTON, E., Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Tier- und Pflanzenzelle. *Vierteljahrsschrift d. naturf. Ges. Zürich* **40**, 159 (1895). — Ders., Über die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für Toxikologie und Pharmakologie. *Zeitschr. f. phys. Chem.* **22**, 189 (1897). — PIRSON u. ALBERTS, Über die Assimilation von *Helodeablättern* nach Vitalfärbung mit Rhodamin B. *Protoplasma* **35**, 131 (1940). — PONOMAREW, Zur Kenntnis des Chloroplastenbaus. *Ber. dtsch. Bot. Ges.* **32**, 483 (1914). — RUHLAND, Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physikalischen Chemie der Zelle. *Jahrb. wiss. Bot.* **54**, 391 (1914). — SAVELLI, Remarques optiques sur les plastes. *Protoplasma* **28**, 365 (1937), *Protoplasma* **29**, 1 (1938). — SENN, Die Gestalt- und Lageveränderungen der Chromatophoren. Leipzig 1908. — STRUGGER, Die Vitalfärbung der Chloroplasten von *Helodea* mit Rhodaminen. *Flora* **131**, 113 (1936). — Ders., Weitere Untersuchungen über die Vitalfärbung der Plastiden mit Rhodaminen. *Flora* **131**, 324 (1937). — Ders., Die epilumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen II. Die Eigenschaften des Berberinsulfates und seine Speicherung durch die lebende Zelle. *Biol. Zentralbl.* **59**, 274 (1939). — Ders., Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie der Pflanzen. Berlin 1935. — TSCHIRCH, Zur Morphologie der Chlorophyllkörper. *Ber. dtsch. Bot. Ges.* **1**, 202 (1883). — Ders., Die Morphologie der Chlorophyllkörper. *Sitzber. Ges. naturf. Freunde* 1884. — WALTER, H., Plasmaquellung und Assimilation. *Protoplasma* **6**, 113 (1929). — WARBURG, Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. *Biochem. Zeitschr.* **103**, 312 (1919). — WEBER, FR., Doppelbrechung der Chloroplasten von *Anthoceros*. *Protoplasma* **26**, 312 (1936). — Ders., Die Doppelbrechung der Chloroplasten. *Protoplasma* **27**, 280, 460 (1937).

# Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter Formen von *Prunus*, *Pelargonium*, *Veronica*, *Dracaena*.

Von Otto Renner und Martha Voß.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Mit 12 Abbildungen im Text.

Daß gewisse Formen von Randpanaschierung der Laubblätter, wie der *status albocinctus* und der *status albocordatus*, durch Beteiligung der — vom Gewebekern idiotypisch verschiedenen — äußersten Tunica-Schichte an der Bildung des Mesophylls verursacht sind, ist zuerst von CHODAT (1919) und von CHITTENDEN (1927) vermutet und von RENNER (1936 a und b) durch entwicklungs geschichtliche Untersuchungen an den Blättern von *Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*, *Chlorophytum* nachgewiesen worden.

Bei den Monokotylen ist die Aufspaltung der äußersten Zellschicht der jungen Blattanlagen nach BUDER (brieflich) recht gewöhnlich<sup>1)</sup>, auch bei den normalen, rein grünlaubigen Typen; wenn die erste Schichte der Tunica sich durch einen Chlorophylldefekt vom übrigen Gewebe unterscheidet, braucht also keine Neuerwerbung in der Histogenese des Blattes hinzuzukommen, damit die chimärische Struktur augenfällig wird. Beiden untersuchten Dikotylen dagegen ist die perikline Teilung der Epidermis junger Laubblätter auf die randpanaschierten Sippen beschränkt und fehlt den nichtbunten. Es ist aber bekannt geworden, daß Dikotylen an ihren Knospenschuppen ein epidermales Randmeristem besitzen können, ans dem dünne Säume hervorgehen — so *Morus* (auch an den Stipeln) nach CROSS (1936, 1937) und *Rhododendron* nach FOSTER (1937) — und daß sie auch in den Kronblättern einen Teil des Mesophylls aus dem „Dermatogen“ ableiten können, so *Petunia* nach MALINOWSKI (1935). Es ist deshalb von Interesse zu erfahren, ob bei Arten, von denen Formen mit *albocincten* oder *albocordaten* Blättern

1) Vgl. dazu TROLL (S. 1004) über *Dioscorea*, LEINFELLNER (1940) über *Hydrocleis* und *Vallisneria*, sämtliche mit spätem Randwachstum der Blattepidermis. Nach eigner Beobachtung findet sich solches auch bei *Chlorophytum*.

vorkommen, die Epidermisspaltung der bunten Laubblätter in dem Verhalten der Knospenschuppen oder der Kronblätter oder anderer Blattorgane der nicht randpanaschierten Typen sozusagen einen Vorläufer hat.

Neben den Studien über Blattentwicklung sollte versucht werden, die Genetik der einzelnen Komponenten randpanaschiierter Sippen aufzuklären. Aus äußeren Gründen konnte der Plan bis jetzt nur zu einem kleinen Teil ausgeführt werden.

Wenige einigermaßen abgeschlossene Untersuchungen werden im folgenden mitgeteilt. Die Fortführung hat Fräulein THIELKE übernommen.

Eixiert wurde mit den Gemischen von Carnoy und Lavdowski, gefärbt mit Ehrlichschem oder Heidenhainschem Hämatoxylin und Lichtgrün.

### 1. *Prunus Pissardi*.

*Prunus Pissardi* Carr. (*P. cerasifera* Ehrh. var. *Pissardi* Koch; vgl. C. K. SCHNEIDER, II. Bd., S. 98) ist ein oft in Gärten kultiviertes Zierbüschchen mit elliptischen, dunkelroten, doppelt gesägten Blättern. Eine Form mit schmalen, langspitzigen Blättern und blassen, in der Jugend gelben, später ganz farblosen Blatträndern ist bei H. P. HESSE in Weener entstanden und als *P. Pissardi* var. *Hessei* Purpus beschrieben (SCHNEIDER S. 98). KÜSTER hat die seltsamen Blattgestalten der Weißrandform geschildert und eine Anzahl Blätter nach Natur-selbstdrucken, also mit verkehrten Helligkeitswerten, abgebildet (1934 S. 92 ff.). Wir geben (in Abb. 1) eine Photographie nach einem Herbarstück in annähernd richtigem Verhältnis der Helligkeiten; unser Material für die ersten Untersuchungen verdanken wir Herrn Professor KÜSTER. Besonders



Abb. 1. Zweig von *Prunus Pissardi* var. *Hessei*, etwas verkleinert.

auffällig an diesem *status albocinctus* ist, daß der blasse Rand gewöhnlich nicht als zusammenhängendes Band, sondern in Form großer, getrennter, scharf abgesetzter Zähne entwickelt ist.

Querschnitte durch junge Knospen einer typischen Rasse von *P. Pissardi*, die im Prinzessinnengarten in Jena angepflanzt ist, zeigen nirgends Anomalien in der Bildung der Blattgewebe. Die Epidermis ist an ganz jungen wie an etwas älteren Blattanlagen, und ebenso an weiter herangewachsenen, schon gezähnten Blättern, durchaus regelmäßig und zeigt nur antikline, keine periklinen Teilungswände (Abb. 2a und b). — Die Zellen und die Zellkerne der Meristeme sind bei der untersuchten Normalform kleiner als bei der *var. Hessei*. Die Chromosomenzahl ist für gewöhnliche Sippen zu  $n = 8$  angegeben, für *var. Hessi* ist sie noch nicht festgestellt.

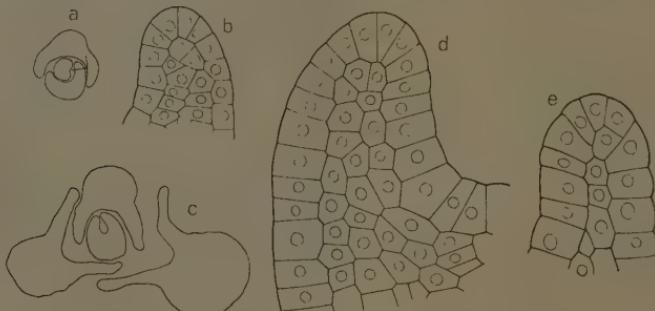


Abb. 2. *Pr. Pissardi*. a Querschnitt durch eine junge Laubknospe der normalen Sippe, b ein Rand des zweitjüngsten Blattes, c ebenso von *var. Hessei*, d von einem Blatt, das noch jünger ist als das jüngste in c, e von einem ähnlichen Stadium wie das zweitjüngste Blatt in c. a und c  $32 \times$ , b, d, e  $400 \times$ .

Bei der weißrandigen *var. Hessei* findet sich derart ungestörte Epidermis (Abb. 2 d) nur an sehr jungen Zuständen der Laubblätter, wenigstens wenn man Spitzknospen solcher Zweige schneidet, die schon mehrere ausgeprägt albocinete Blätter hervorgebracht haben; am Grund der Zweige pflegt die Buntheit ja nur angedeutet zu sein. Schon wenig ältere Blattanlagen lassen oft in einzelnen Epidermisschichten am äußersten Blattrand eine perikline Wand erkennen (Abb. 2 e); einmal wurde eine langgestreckte Epidermisschicht mit zwei Periklinen beobachtet (Abb. 3 a). Häufig werden die Teilungswände in der Oberhaut am Blattrand weder streng antiklin noch periklin, sondern so schräg eingezogen, daß zweischichtige Epidermissäume mit keilförmigen Randinitialen entstehen (Abb. 3 e—i), wie sie von Knospenschuppen bekannt sind (vgl. oben).

An noch älteren Blättern erscheinen solche ursprünglich zweischichtigen Säume stellenweise noch durch perikline Wände gespalten (Abb. 6 c und d), und man könnte nun meinen, daß über solche Zu-

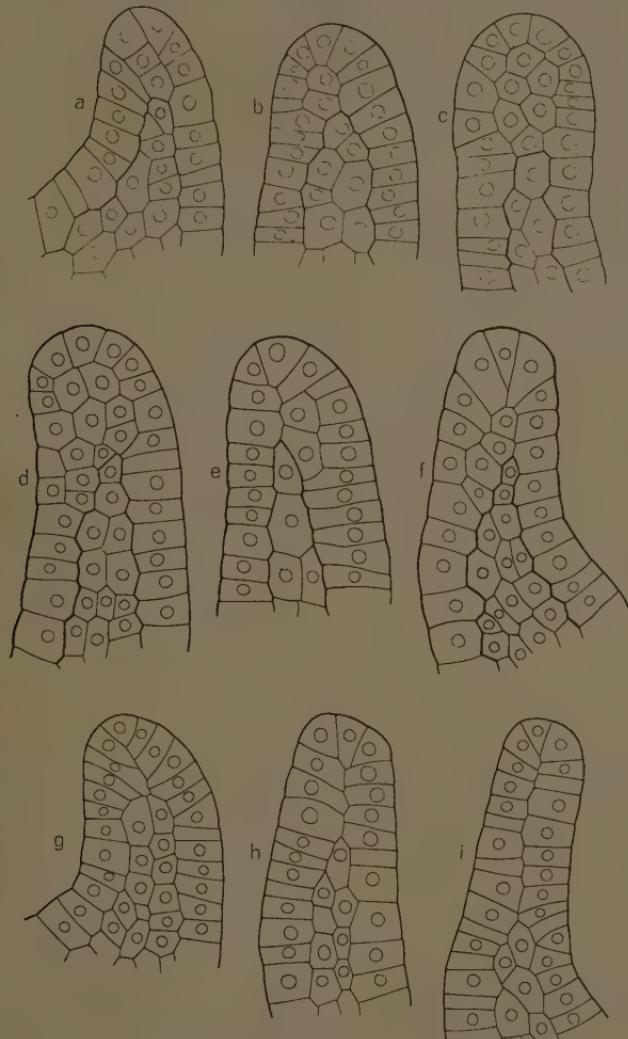


Abb. 3. *Pr. Pissardi var. Hessei*. Ränder von Blättern ähnlichen Alters wie in Abb. 2; e von dem ältesten Blatt der Übersicht in 2 c. 400 ×.

stände die mit mehreren farblosen Mesophyllschichten ausgestatteten, aus der Epidermis abgeleiteten Säume und Zähne entstehen. Aber

dafür sind solche Bilder viel zu selten. Wenn einmal durch wiederholte Schrägteilung in einer keilförmigen Randinitiale ein zweischichtiger Saum entstanden ist, geht er in dieser Form meist in Dauergewebe über, ohne durch perikline Teilungen die Zahl der Schichten zu vergrößern. Vom ausgewachsenen Blatt hat KÜSTER (S. 34) solche Säume schon beschrieben.

Die mehrschichtigen blassen Randteile entstehen, wie bei *Sambucus* und *Veronica*, dadurch, daß durch perikline Teilungen abgeschnittene Abkömmlinge von Epidermiszellen früh nach innen abgeschoben und dem Mesophyll zugeteilt werden (Abb. 3 b—f). Eine aus der Oberhaut abgewanderte Zelle kann sich weiterhin teilen (Abb. 3 c) und vielleicht ansehnliche Mesophyllbezirke bilden, ohne daß die Epidermis neuerdings perikline Teilungen auszuführen braucht, und ein solcher Blattrand wird bald ein ganz normales Bild darbieten. Daß aber mehrmalige Abschiebung von Epidermisabkömmlingen ins Mesophyll vorkommt, zeigen Bilder wie Abb. 3 d und vielleicht auch 3 f.

Einen als typisch anzusprechenden Gang der Mesophyllbildung für die später farblos erscheinenden Blattränder Schritt für Schritt aufzuzeigen ist schwer, wegen der Unstetigkeit der Entwicklungsvorgänge. Aber für unsere Zwecke genügt die gewonnene Einsicht vollauf. Und gerade auch die Unregelmäßigkeit des Verhaltens eines und desselben Blattrandes in verschiedenen Höhen: hier völlig normales Aussehen,

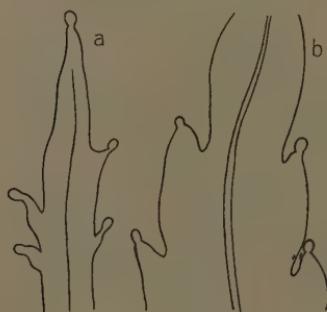


Abb. 4. *Pr. Pissardi* var. *Hessei*.  
a junge Stipel, b Teil eines jungen  
Mittelblattes dicht unter der Spitze.

12 ×.

da perikline Spaltung der Oberhaut, dort zweischichtiger Hautsaum, stimmt mit der Launenhaftigkeit in der Gestaltung des erwachsenen Blattes durchaus überein.

Die Nebenblätter sind bei der typischen Form wie bei der var. *Hessei* zart gebaut und enthalten wenige Schichten Mesophyll (Abb. 5, b u. d). Beim status *albocinctus* finden sich dieselben Anomalien der Epidermisteilung wie am Mittelblatt; auch zweischichtige Hautsäume kommen vor. Bei der gewöhnlichen Rasse fehlen die Anomalien.

Von geeigneten Zuständen der Knospenschuppen haben wir noch wenig gesehen. Die Säume sind bei der Normalform sehr dünn, aber doch meistens bis zum äußersten Rand dreischichtig, nur ausnahmsweise einige Zellen weit zweischichtig.

Nun bleibt noch die Beziehung der farblosen Blattbezirke zu den Randzähnen zu betrachten. Wie bekannt, läuft jeder Blattzahn von *Prunus*, am Mittelblatt wie an den Stipeln, ebenso wie die Blattspitze in eine vielzellige, Gummiharz ausscheidende Drüsenzotte aus (Abb. 4); bei doppelter Sägung ist auch jeder Nebenzahn von einer solchen Drüse gekrönt. HANSTEIN (1868) hat diese Organe nach der Beschaffenheit ihres Exkretes Leimzotten oder Colleteren genannt (Sp. 724); eine genauere Schilderung gibt er für *Viola* (Sp. 751 ff.), die ähnlichen Drüsen von *Rosa*, *Pirus*, *Prunus* werden nur kurz erwähnt (Sp. 754 f.). Die zartesten Zotten an den Stipeln der gewöhnlichen Form von *P. Pissardi* besitzen innerhalb des einschichtigen, aus gestreckten engen Zellen auf-

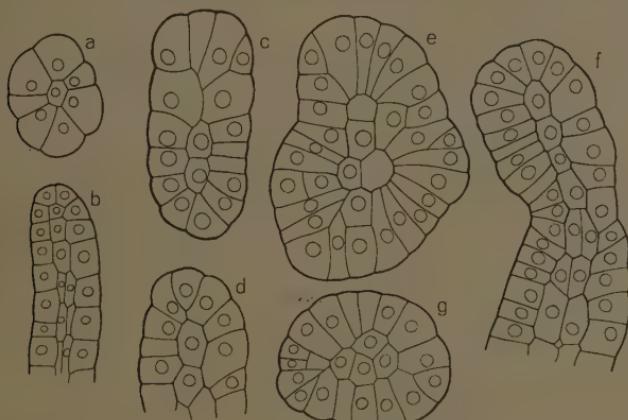


Abb. 5. *Pr. Pissardi* var. *Hessei*, aus Knospenquerschnitten. a und b von der Normalform, b Stipelrand quer, a die nächstuntere Drüse quer im selben Schnitt. c—f von var. *Hessei*, d Stipelrand, c nächstuntere Drüse, parallel zum Blattrand abgeflacht, e kräftige Drüse vom Mittelblatt quer, f Stipelrand mit fast längsgetroffener Drüse, g spitzenständige Drüse von einem sehr jungen Blatt quer. 400 ×.

gebauten sezernierenden Epithels einen Achsenstrang in Form einer einfachen Zellreihe, die mit dem Mesophyll des tragenden Teils in Verbindung steht (Abb. 5 a, b), bei derberen zeigt der Querschnitt ein mehrere Zellreihen starkes Zentralgewebe (Abb. 5, g; 6, a u. b). Die Drüsen sind also Emergenzen, wie bei *Viola* nach HANSTEIN (Sp. 751, und Fig. 103—114) und bei *Rosa* nach RAUTER (1872, S. 31, und Tafel IX, Fig. 9 und 13)<sup>1)</sup>. Wie schon REINKE (1876, S. 120 ff.) für *Prunus avium* beschreibt, entstehen die Zotten als primäre Ausgliederungen des

1) NETOLITZKY (1932) stellt den sicher weit verbreiteten Typus nicht dar, ebenso die älteren Hand- und Lehrbücher.

Blattrandes auf dem Scheitel der jungen Zähne. Die erste Drüse bildet sich auf der Spitze der noch ganz jungen Blattanlage (Abb. 5, g).

Bei *Prunus avium* teilen sich nach REINKE die Epithelzellen der Zotten regelmäßig durch perikline Wände, so daß die Umhüllung des Achsenstranges zweischichtig wird. Bei *P. Pissardi*, und zwar vorzugsweise bei der Weißrandform, kommen solche periklinen Teilungen an stärkeren Drüsen ebenfalls häufig vor, aber immer nur in einzelnen Zellen (Abb. 5 e, g; 6 a, b). Auf Blattquerschnitten wird Mehrschichtigkeit des Epithels an gewissen Stellen der Drüsen manchmal nur vorgetäuscht; die Zotten richten sich nämlich im ausgewachsenen Zustand meistens dem Blattrand

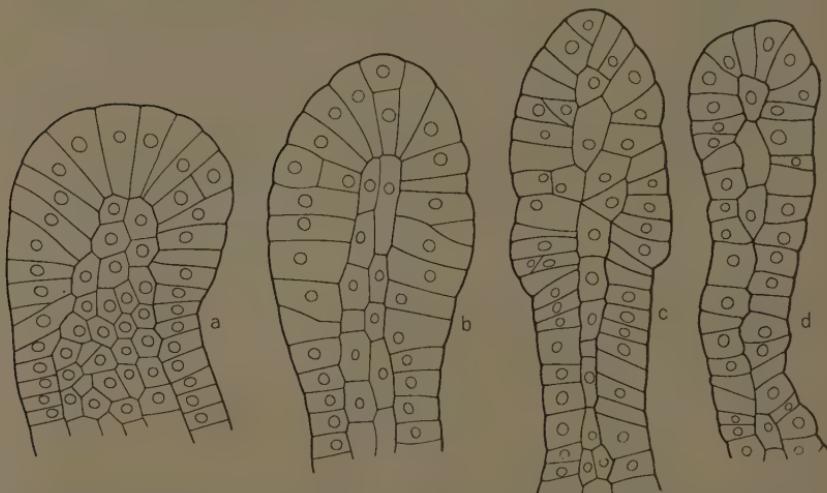


Abb. 6. *Pr. Pissardi* var. *Hessei*. a und b zwei Drüsen von Blattlängsschnitten, längs getroffen; bei a geht der Zahn mit breiter Fläche in die flache Emergenz über. c und d drüsenartiger dünner Hautsaum von dem ältesten Blatt der Übersicht in Abb. 2 c, quer, zweimal in verschiedener Höhe der Schnittserie. 400 X.

parallel (vgl. Abb. 4), werden somit durch den Schnitt quer, nicht längs getroffen, und wenn die langen Epithelzellen schräg zum Achsenstrang stehen, projizieren sich die höher liegenden Zellen in Berührung mit dem zentralen Gewebe, die tieferen weiter außen.

In der starken Färbbarkeit ihres Zellinhalts ähneln die dünnen Blattsäume, wie sie in Abb. 6 c und d dargestellt sind, oft den Drüsenzotten. Umgekehrt ist die Bildung eines zweischichtigen Saumes an starken Drüsen nicht selten angedeutet (Abb. 5 c, e). Am jungen Blatt ist der Rand mit Drüsen dicht besetzt, und vielleicht besteht

allgemein ein gewisser Zusammenhang zwischen der Entstehung der Drüsen und der dünnen Säume.

Stellen wir nun für *Prunus Pissardi* die Frage, in welchen Organen die für den *status albocinctus* charakteristische Epidermisspaltung vorggebildet sein könnte, so dürften die Knospenschuppen hier ausscheiden. Über die Kelch- und Blumenblätter wissen wir noch nichts. Die Drüsenzotten sind nicht, wie etwa bei *Ribes* nach HANSTEIN (Sp. 725) und nach RAUTER (S. 12), reine Epidermisbildungen, in denen die Oberhaut ungewöhnliche Teilungstätigkeit entfaltet. Aber im Epithel dieser Drüsen scheint doch die Neigung zu periklinen Zellteilungen gegeben zu sein, besonders ausgeprägt bei *Prunus avium*. Wir können uns also vorstellen, daß ein ursprünglich den Drüsenzotten eigener anatomischer Charakter auf die gesamte Epidermis des Blattrandes übergegangen ist; genauer: daß die normalerweise erst in den Drüsen „fällig“ werdende perikline Teilung der Oberhaut schon vor der Anlegung der Zähne ausgeführt und dann unter Umständen noch öfter wiederholt wird. Damit könnte es auch zusammenhängen, daß die blassen Randbezirke so oft nur als einzelne Zähne entwickelt sind.

Ob die Fähigkeit zur Epidermisspaltung nur der äußeren Tunica-schichte der *var. Hessei* zukommt oder auch ihrem grünen Kern, läßt sich nur entscheiden, wenn einmal rein grüne Zweige angetroffen werden, die die chlorophylldefekte Epidermis abgestoßen haben.

## 2. *Pelargonium zonale* „Freak of Nature“.

Die in der Kultur etwas empfindliche und deshalb nicht oft anzutreffende Form ist durch *zonale*-Blätter mit rein weißem Mittelfeld und schön grünem Saum gekennzeichnet, stellt also einen *status albocordatus* (bzw. *viridicinctus*, vgl. CORRENS 1937, S. 35), dar. Daß die Oberhaut am Blattrand in frühen Entwicklungsstadien des Blattes sich periklin teilt, ist sichergestellt (RENNER 1936 b).

Der *albocordate* Typus erzeugt nicht zu selten Seitentriebe mit rein farblosen und solche mit rein grünen Blättern. Die weißen Blätter haben winzige farblose Plastiden in der Epidermis, auch in den Schließzellen der Spaltöffnungen, nicht hellgrüne, wie die weiß-grün-bunten Blätter. Die Farblosigkeit dieser Triebe ist also durch Abstreifen der grünen Oberhaut verursacht, nicht einfach dadurch, daß die Aufspaltung der grünen Haut am Blattrand unterbleibt.

Perikline Teilungen wurden in der Epidermis junger Blätter von farblosen Trieben bis jetzt nicht gefunden. Es scheint also, daß

die — wohl genisch bedingte — Teilungsfähigkeit der Oberhaut nur dem grünen Mantel, nicht dem farblosen Kern eigen ist.

Die rein grünen Triebe können im erwachsenen Zustand eine Beteiligung der Blattepidermis an der Mesophyllbildung nicht makroskopisch zu erkennen geben, auch wenn eine solche Beteiligung stattfindet. Die Entwicklung der Blätter wird demnächst untersucht. Vermutlich spaltet sich die Epidermis der Blattränder bei einem grünen Rückschlagsproß, und wenn er zur Blüte kommt, sollte bei Kreuzung mit einem weißen Rückschlag — auch ein solcher kann blühbar werden — unter den bunten Nachkommen die Struktur des *Freak of Nature* gelegentlich wieder hergestellt werden, notabene falls „Spaltung der Epidermis“ über „Fehlen der Spaltung“ dominiert (vgl. darüber unten S. 370f.). Beobachtet ist diese Rekonstruktion bis jetzt nicht, wohl wegen der Seltenheit der aufgetretenen bunten Bastardsämlinge. Bei CHITTENDEN (1925, S. 61) sind es  $3 + 1 = 4$  bunte Sämlinge auf 15 grüne und 14 weiße, bei UFER (1936, S. 287, Verbindungen von K 15 mit weiß in Tabelle 5) ist es ein einziger weißer Sämling auf 115 grüne und 31 weiße. Zu betonen ist, daß nicht jede beliebige grüne Sippe bei solchen Versuchen verwendet werden dürfte, sondern nur eine solche, die die Eigentümlichkeit der Epidermisspaltung besitzt. Darum scheiden die meisten Versuche von NOACK (1930, S. 319), der übrigens sehr kleine Zahlen hat, von vornherein aus.

Instruktive schematische Bilder vom Aufbau verschiedener periklinalchimärischer Pelargonien gibt IMAI (1936, S. 188, 191), der die Struktur von *Freak of Nature*, im Gegensatz zu NOACK und auch zu UFER, so deutet wie CHITTENDEN (1927) und wir.

### 3. *Veronica gentianoides*.

Früher (RENNER 1936 b) ist ermittelt worden, daß die Laubblätter der weißrandigen, aber nicht der gewöhnlichen Form auf gewissen Stadien an den Rändern perikline Teilungen in der Epidermis ausführen. Von den übrigen Blattorganen lassen die Brakteen und die Kelchblätter des status *albocinctus* im erwachsenen Zustand an ihrer Weißrandigkeit ohne weiteres erkennen, daß sie sich im Verhalten der Oberhaut an die Laubblätter anschließen. Die Kronblätter sind bis zum Rand blau gefärbt.

#### A. Die Entwicklung der Brakteen, Kelchblätter, Kronblätter.

Querschnitte durch junge Blüten der *f. albocincta* zeigen am Rande der Petala sehr deutlich mehrmalige Abschiebung von Abspaltungs-

produkten der Epidermis ins Binnengewebe (Abb. 7, a und b). Daß die Kronblätter im oberen Teil, wo sie recht dünn sind, mit einem Randmeristem wachsen, wird dadurch besonders augenfällig, daß sie hier stellenweise zweischichtig sein können (Abb. 7, c). Auch der Blütenlängsschnitt zeigt an der Spitze der Blumenblätter noch ziemlich spät perikline Wände in der Oberhaut (Abb. 9, b und c).

Bei der *f. typica* verhalten sich die Blumenblätter nicht viel anders, wie die Figuren d und f in Abb. 8 belegen; daß das epidermale Randwachstum gleich intensiv ist wie bei dem status albo-

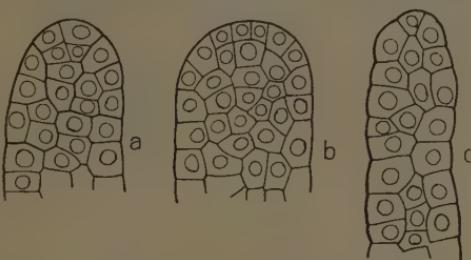


Abb. 7. *V. gentianoides albocincta*, Querschnitte von Kronblättern aus Blüten, die älter sind als die in der Übersicht in Abb. 8a dargestellte. b am weitesten unten, c am weitesten oben geschnitten. 400 ×.

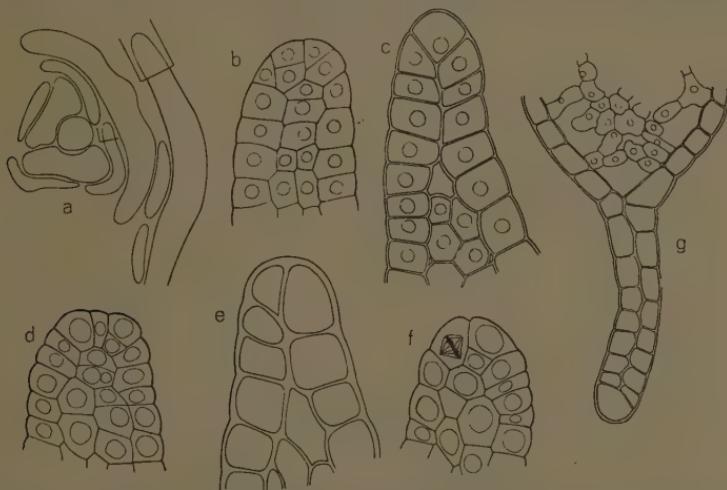


Abb. 8. *V. gent. typica*, Querschnitt durch eine recht junge Blüte mit Fruchtknoten, 2 Staubblättern, 4 Kelchblättern, Braktee, dazu ein Teil einer weiter unten stehenden Braktee. b der in a bezeichnete Rand eines Kelchblattes, c der der älteren Braktee. d und f Kronblätter von älteren Blüten quer, e Laubblattrand quer. 400 ×. g Rand einer älteren Braktee quer, 200 ×.

cinctus, kann freilich nicht versichert werden. In den Kelchblättern sind perikline Epidermisteilungen ebenfalls nicht selten (Abb. 8, b). Die geschnittenen Brakteen waren nicht jung genug, um die Entwick-

lungsvorgänge noch zu zeigen; zweischichtige Säume kommen allerdings vor (Abb. 8, c und g). Ähnliche Hautsäume von sehr bescheidener Ausdehnung lassen sich übrigens auch an den erwachsenen Laubblättern hier und da entdecken (Abb. 8, e). Vermutlich sind solche Säume an Laubblättern von Dikotylen weit verbreitet; von *Conium*, *Casuarina*, *Tamarix* erwähnt sie TROLL (1938, S. 1004 f.), von *Honckenya* SCHNABEL (1941).

Es ist also sicher, daß in den Kelchblättern und noch ausgeprägter in den Kronblättern schon der rein grünen Form das Mesophyll der Ränder sich aus der ersten Tunica schicht bildet. Ein Verhalten, das beim status albocinctus an allen grünen Blattorganen infolge des Chlorophylldefektes dieser äußersten Schicht im erwachsenen Zustand manifest wird, kann an den Blütenblättern der idiotypisch homogenen Sippe nur durch histogenetische Untersuchung aufgedeckt werden.

Wie KAUSSMANN (1941) eben mitgeteilt hat, findet sich ein epidermales Randmeristem, das sogar zur Bildung zweischichtiger Hautsäume führen kann, an den Perianth- bzw. den Kelch- oder Blumenblättern von Pflanzen der verschiedensten Verwandschaftskreise: *Aloë*, *Nymphaea*, *Ranunculus*, *Cleome*, *Tropaeolum*, *Passiflora*. Dazu kommt nun auch noch *Veronica*. Der eingangs erwähnte Fall von *Petunia* steht somit nicht mehr isoliert.

Aus dem Bau erwachsener Blätter von weißbunten *Petunia*-Formen liest RISCHKOW (1936) ab, daß hier die Kelchblätter das Dermatogen am Rand ausgiebig aufspalten und daß die oberen Laubblätter stellenweise dasselbe tun. Der Schluß ist zwingend, und dazu kommt noch der unmittelbare Nachweis solcher Vorgänge in den Blumenblättern durch MALINOWSKI (vgl. oben im Eingang). Wir haben also auch hier das „Ausstrahlen“ eines den Blütenorganen eigenen Verhaltens in die vegetative Region.

Daß auch Fruchtblätter epidermales Randwachstum besitzen können, berichtet SPRÖTTE (1940) für Monokotylen, LEINFELLNER (1940) bei Dikotylen; perikline Teilungen in der Epidermis der Karpelle von *Solanum* beschreibt KRÜGER (1932, z. B. S. 404 f.). Wir haben die Fruchtblattentwicklung unserer *Veronica* in den Anfängen noch nicht studiert, aber an der Spitze des noch ziemlich jungen Griffels radiale Reihen von Zellen gefunden (Abb. 9, h), die augenscheinlich aus der Epidermis hervorgegangen sind; was KRÜGER von *Solanum* abbildet, sind die völlig klaren Anfangsstadien.

#### B. Die Entwicklung der Samenanlagen.

CORRENS hat mitgeteilt (1920, 1928), daß die Hülle der Samenanlagen und der Samen, also das Integument, bei der *typica* schön

grün, bei der *albocincta* farblos ist. Daraus ist zu schließen, daß das Integument aus der Epidermis hervorgeht. Von *Veronica* scheint die

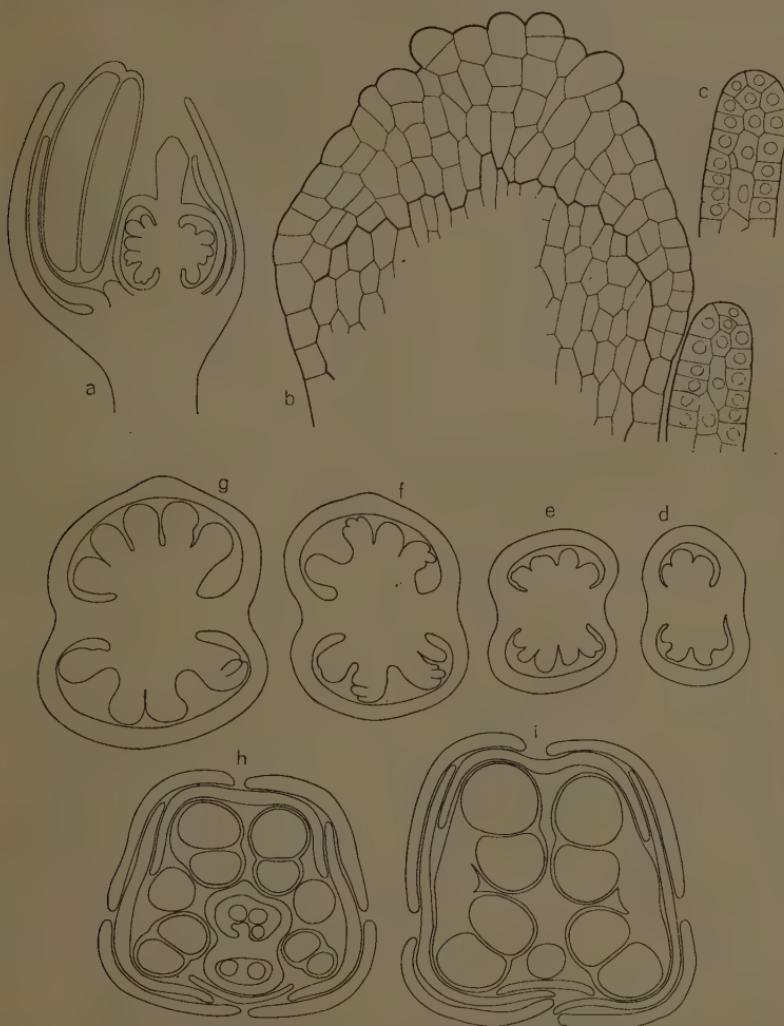


Abb. 9. *Ver. gent. albocincta*. a Längsschnitt durch eine junge Blüte; eine Antherentheca ist getroffen. b Griffelpitze und anliegendes vorderes Kronblatt aus demselben Schnitt, c dasselbe Kronblatt aus einem benachbarten Schnitt. d-g Querschnitte durch junge Fruchtknoten verschiedenen Stadiums; aus solchen Schnitten stammen die Figuren der Abb. 10. h und i zwei Querschnitte durch eine ganze Blüte des ältesten Stadiums. b und c 400 ×, die übrigen Figuren 32 ×.

Entwicklung des Integuments nicht beschrieben zu sein. Die Zeichnungen, die WARMING (1878, Taf. 13) von *Euphrasia* und WUR-

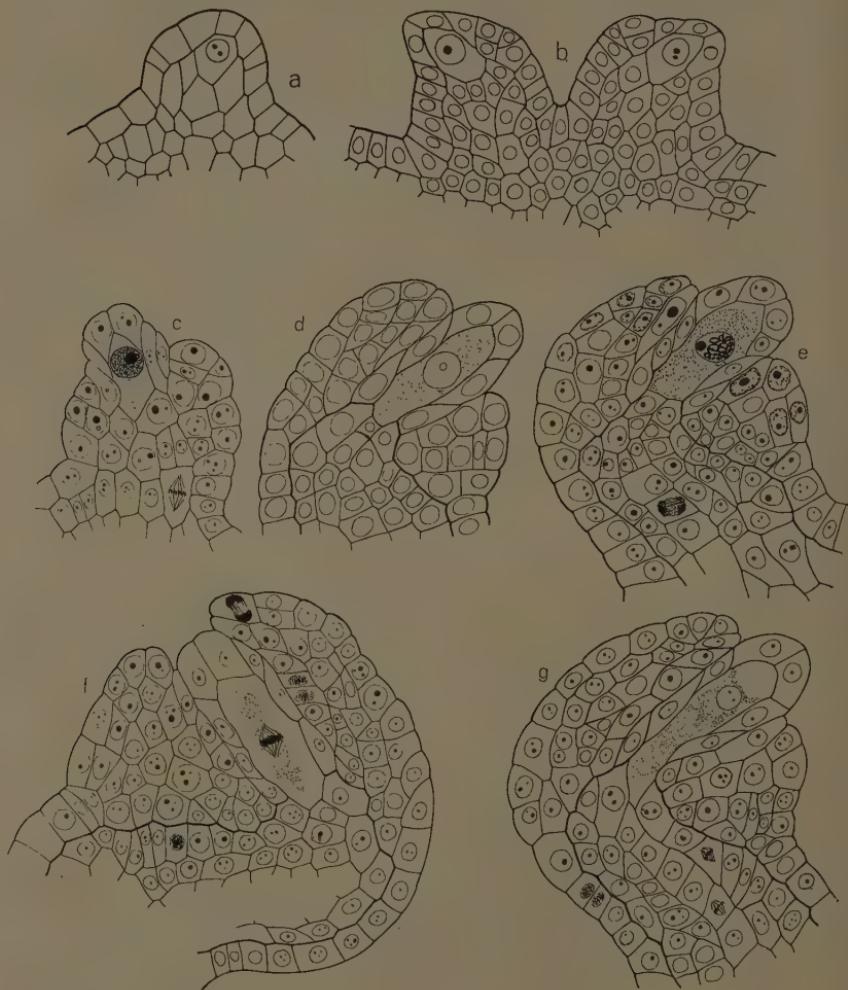


Abb. 10. *Ver. gent.*, junge Samenanlagen aus Blütenquerschnitten (vgl. Abb. 9).  
a-f von *abscondita*, g von *typica*. 400 X.

DINGER (1910) von *Verbascum* geben, lassen schon erkennen, daß bei diesen verwandten Gattungen das Integument epidermaler Herkunft

ist<sup>1)</sup>). Eine genauere Prüfung von *Veronica* erschien aber doch wünschenswert.

Wenn in dem kleinen höckerförmigen Nucellus die Embryosackmutterzelle durch Kernvergrößerung von den Nachbarzellen sich abzuheben beginnt, ist die Epidermis noch einfach (Abb. 10, a). Während die E.S.M.Z. sich vergrößert und der Nucellus sich umzubiegen anfängt, treten schon die ersten periklinen oder schrägen Teilungswände in der Oberhaut auf, zuerst auf der konvex werdenden Seite. Die beiden Samenanlagen der Abb. 10 b sind spiegelbildlich gleich; in beiden ist die dritte Zelle vom Scheitel durch eine waagerechte, die vierte durch eine schräge Wand geteilt. Ob die Entwicklung immer nach diesem Schema verläuft, ist nicht ermittelt, weil die Orientierung der Samenanlagen, wie besonders der Längsschnitt (Abb. 9 a) zeigt, sehr unregelmäßig ist. Bald folgen auch Teilungen auf der Konkavseite. Die E.S.M.Z. streckt sich (Abb. 10, c), die sie überdeckenden Zellen folgen ihr unter Schrägstellung ihrer Seitenwände und unter spärlicher antikliner Teilung. Zur Zeit der späteren Prophase der Meiose ist das Integument schon recht mächtig, auf der Konvexseite ziemlich schlank, auf der Konkavseite ein plumper Wulst (Abb. 10, d u. e). Besonders in diesem Wulst ist die Anordnung der Zellen in antiklinen Reihen, wie sie durch die wiederholte perikline Teilung entstehen, oft sehr deutlich. Wenn der Kern der E.S.M.Z. in die Metaphase eintritt (Abb. 10 f), hat der Integumentrand den Scheitel des Nucellus überschritten, und die der E.S.M.Z. anliegenden Zellen des Nucellus beginnen zu verfallen. Noch immer ist der Zusammenhang des gesamten Integumentes mit der Epidermis des Funiculus vollkommen deutlich. Weiter wurde die Entwicklung nicht verfolgt.

Von der rein grünen Form ist nur zu sagen, daß die Entwicklung der Samenanlagen genau so verläuft wie bei der bunten. Wiedergegeben ist in Abb. 10 g ein Zustand, der dem der Abb. 10 e entspricht.

Die Tendenz zur periklinen Teilung der Epidermis ist also bei der Normalform von *Veronica gentianoides* in den Organen der Blüte sehr ausgesprochen. Bei der albocincten Rasse greift diese Tendenz auch auf die Laubblätter über, ohne daß sie sich gerade an jedem Blatt äußern müßte.

1) Desgleichen bei der Gesneracee *Ramondia* (vgl. SCHNARF, S. 55) und bei verschiedenen anderen Sympetalen (vgl. die Bilder bei WARMING). Wie häufig zarte zweischichtige, also aus der Epidermis gebildete Integumente sind, ist bei SCHNARF und besonders bei NETOLITZKY (1926, S. 10) nachzusehen.

### C. Zur Genetik der Buntheit von *Veronica gentianoides*.

Der grüne wie der bunte Klon sind in unseren Kulturen streng selbststeril, wie es das Material von CORRENS war. Wurden Töpfe der beiden Formen im Garten nebeneinander gestellt und der freien Bestäubung überlassen, so trat Kreuzbefruchtung und Samenbildung ein. Keimfähige Samen entstanden aber, wohl zufällig, nur auf der *albocincta*, also als *albocincta*  $\times$  *typica*.

Von 11 Sämlingen des Bastards waren 10 rein grün, einer ganz farblos. Die Albinopflanze könnte aus einem Embryosack hervorgegangen sein, der sich aus der ersten, nicht aus der zweiten Tunica-schicht herleitete, und dann dürfte der Chlorophylldefekt wohl den Plastiden eigen, nicht genisch bedingt sein. Die Bezeichnung *albocincta* bestünde also zurecht und müßte nicht durch *leucostephana* ersetzt werden.

Die viel ausgedehnteren Erfahrungen von CORRENS (1920) lassen aber unseren Befund als unklar erscheinen. CORRENS fand nämlich 31 F<sub>1</sub>-Pflanzen der Kreuzung *albocincta*  $\times$  *typica* rein grün, bis auf einen Sämling, der zuerst Spuren von Weißrandigkeit zeigte. Ebenso war die zweite Generation in mehreren hundert Exemplaren rein grün. Aber die Rückkreuzung (*albocincta*  $\times$  *typica*) F<sub>1</sub>  $\times$  *albocincta* gab neben 1172 grünen 5 albinotische Sämlinge. Das Zustandekommen dieser farblosen Pflanzen kann auf verschiedene Weise erklärt werden, aber auf Übertragung farbloser Plastiden aus der Großmutter läßt es sich bestimmt nicht zurückzuführen. Die Frage, ob die epidermale Komponente der „*albocincta*“ in den Plastiden oder im Genom defekt ist, bleibt also weiter unbeantwortet (vgl. CORRENS-WETTSTEIN 1937, S. 36).

Nun ist es noch wünschenswert, zu erfahren, ob der Charakter „Epidermisspaltung in den Laubblättern“ nur der farblosen Haut der *albocincta* angehört oder auch dem grünen Kern. Wenn rein grüne Sprosse gebildet würden, wäre die Entscheidung leicht, doch sind solche bis jetzt nicht aufgetreten. Bei der Kernkomponente bleibt aber, anders als bei der epidermalen, die Möglichkeit der Analyse durch Kreuzung, weil die zweite Schicht des Vegetationspunktes die Keimzellen liefert. Dominiert „gespaltene Epidermis“ über „einfache Epidermis“, so bringt schon die F<sub>1</sub> die Entscheidung; sind die Dominanzverhältnisse umgekehrt, so müßte eine größere Zahl von Individuen der F<sub>2</sub> anatomisch untersucht werden.

Einige Laubknospen der F<sub>1</sub> des Bastards *albocincta*  $\times$  *typica* zeigten lebhafte Tätigkeit eines epidermalen Randmeristems (Abb. 11). Danach würde also der Gewebekern die Epidermisspaltung am Laub-

blattrand ebenso wie die — in bezug auf die Chlorophyllbildung idiotypisch verschiedene — Epidermis vererben. Bevor dieser Befund als gesichert gelten kann, wird es aber nötig sein, die Normalform noch eingehender, als es bisher geschah, z. B. in verschiedenen Zuständen der Jahresperiode, auf das Verhalten der Blattränder hin zu untersuchen. Bestätigt sich das vorläufige Ergebnis, so ist zu prüfen, ob der Unterschied zwischen den beiden Rassen durch ein einziges Allelenpaar bedingt ist.

#### 4. *Dracaena deremensis*.

Von der im tropischen Afrika einheimischen *Dracaena deremensis* N. E. Br. (BONSTEDT, I. Bd., S. 298 f.) wird auch eine weißbunte Sippe als var. *Warneckeii* hort. in Warmhäusern kultiviert. Ihre Blätter haben ein breites graugrünes Mittelfeld, zu beiden Seiten davon einen schmalen milchweißen Streifen, und einen schmalen dunkelgrünen Saum. Als „sport“ ist aus var. *Warneckeii* die var. *Bausei* hort. hervorgegangen (HAHN 1936, S. 149) mit breitem grünem Saum, breiten weißen Streifen und schmalem graugrünem Mittelfeld, das auch ganz fehlen kann; in diesem einfachsten Fall sind die Blätter albocordat wie die von *Chlorophytum* oder *Funkia*. Der Übergang von einem der typischen var. *Warneckeii* zum mindest recht ähnlichen Zustand in extreme var. *Bausei* ist auch im botanischen Garten in Jena vorgekommen, wie die Abb. 12 zeigt. Die var. *Bausei* hat ihrerseits einmal einen rein grünen Sproß gebracht, der den bunten Tragsproß in kürzester Zeit weit überflügelte und nun mehrere Jahre lang rein grün geblieben ist. Ob eine scharfe Grenze zwischen den beiden bunten Klonen besteht, ist nicht ganz sicher, wenn auch die meisten Sprosse leicht der einen oder anderen Form zugeteilt werden können. Im extremen Fall sind die weißen Streifen der var. *Warneckeii* noch näher an den Rand gerückt, als unser Bild es zeigt.

Die graugrüne Farbe des Mittelfeldes weist darauf hin, daß hier ein farbloser Mesophyllmantel über einem grünen Kern liegt; in diesem medianen Bezirk ist das Blatt albotunicat. Die Epidermis hat durchweg grüne Plastiden in den Schließzellen, auch über den farblosen Teilen, und das Mesophyll der rein grünen Randstreifen gehört nach seiner Entwicklungsgeschichte offenbar zur Epidermis. Es ist also ein status

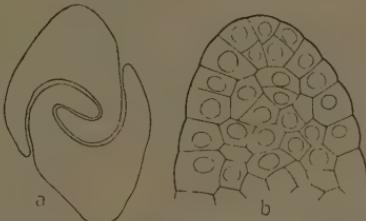


Abb. 11. Laubblätter der  $F_1$  von *Ver. gent. albocincta*  $\times$  *typica*. a 32 $\times$ , b 400 $\times$ .

albotunicatus mit einem status viridicinctus verquickt, wie das von *Samucus*, *Hydrangea*, *Pelargonium* des öfteren beschrieben worden ist. Die panaschierte *Dracaena deremensis* ist eine Mesochimäre (WINKLER) mit grünem Ektosoma, farblosem Mesosoma, grünem Endosoma. Das Mesophyll ist verschiedener Herkunft; am Blattrand stammt es aus der ersten, in den weißen Streifen aus der zweiten Tunicaschicht, im Mittelfeld teils aus der zweiten Schicht, teils aus der dritten Lage, die vielleicht schon dem Corpus angehört — Eine vielleicht nur scheinbar albonucleate „*f. viridi-marginalata*“ beschreibt RISCHKOW (1931, S. 691 f.) von *Dracaena massangiana*. Nach seiner Beschreibung ist das Wesen dieser Struktur nicht mit völliger Sicherheit zu erkennen.



Abb. 12. *Dracaena deremensis* var. *Bausei*. Hauptproß, der var. *Warneckeii* ähnlich, mit meist schmalen weißen Streifen, am Grunde ein Seitensproß mit weißen Mittelfeldern, ohne grünen Mittelstreif.

dass die Beteiligung der dritten Lage gegenüber den beiden Tunicaschichten zurücktritt oder ganz ausfällt: es ist kein Zufall, wenn es schwache Einzelblätter oder die Blätter schwacher Triebe sind, an denen der graugrüne Mittelstreifen fehlt, in die also kein Corpusanteil eingetreten ist. Auffällig ist immerhin, dass das Maß der Anteilnahme

Die typische var. *Warneckeii* ist dadurch ausgezeichnet, dass das Corpus (oder die dritte Tunicaschicht ?) des Vegetationspunktes den größten Teil der Blattgewebe liefert. Die var. *Bausei* unterscheidet sich dadurch,

des Corpus über zahlreiche Sprossgenerationen zwischen gewissen Grenzen festgehalten wird, und vielleicht ist an dem Unterschied zwischen den beiden Varietäten doch ein idiotypisches Element beteiligt.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ist vor längerer Zeit in Angriff genommen worden, aber noch nicht abgeschlossen. Daß die erste Tunicaschicht sich in den Blattanlagen sehr früh spaltet, ist sicher.

### Schluß.

Die Entwicklungsgeschichte der Blätter der Samenpflanzen schien jahrzehntelang kein tieferes Interesse zu bieten; deswegen wissen wir so wenig darüber. Für die experimentelle Vererbungsforschung und für die Entwicklungsphysiologie sind dann die Modalitäten des Blattwachstums von den Chimärenproblemen her bedeutsam geworden, und seitdem wächst unsere Kenntnis von diesen Vorgängen ständig, vor allem durch die Studien BUDERS, der von Periklinalchimären ausging, und seiner Schule. Ein auf angebliche Tatsachen der Histogenese gegründeter Widerspruch gegen die Möglichkeit diplochlamydischer Chimären bei dem klassischen Objekt *Pelargonium* hat sich als unrechtfertigt erwiesen. Auf Grund der leicht zu gewinnenden Einsicht in das entwicklungsgeschichtliche Verhalten haplochlamydischer Chimären, wie es die albocincten und albocordaten Formen sind, sowie auf Grund der Verbindung von experimenteller und entwicklungsgeschichtlicher Behandlung von Objekten, wie es einerseits z. B. WINKLERS *Solanum*-Chimären (vgl. LANGE 1927), andererseits z. B. die Oenotheren mit ihren gescheckten Bastarden sind, läßt sich verallgemeinernd bei gewissen Chimärentypen aus der fertigen Struktur mit voller Sicherheit auf die Vorgänge bei der Blattentwicklung schließen<sup>1)</sup>. Autoren wie IMAI und RISCHKOW, die sich besonders eingehend mit den Problemen der Variegation beschäftigt haben, ist es sogar von vornherein als unnötig erschienen, die Deutung gewisser periklinalchimärischer Strukturen durch histogenetische Studien zu verifizieren, ähnlich wie seinerzeit schon BAUR eine solche Verifikation für unmöglich, aber auch für unnötig gehalten hat. Und unsere Erfahrungen haben dieser Zuversicht durchaus Recht gegeben.

Neuerdings hat auch die vergleichende Morphologie wieder begonnen, sich mit der Phylogenie abzugeben (TROLL; FOSTER, CROSS), vor allem im Zusammenhang mit der wieder aktuell gewordenen Frage nach der Blattnatur der Blütenorgane, von den Kelchblättern bis zu den

1) W. N. JONES (1937, S. 555) sagt, die Evidenz habe bei bunten Chimären eine „dramatic simplicity“.

Karpellen (einerseits GRÉGOIRE; andererseits SPROTTE, LEINFELLNER, KAUSSMANN, sämtlich Schüler TROLLS). Wenn KAUSSMANN in seiner sonst sicher sorgfältigen Arbeit das von der Chimärenforschung gelieferte Beweismaterial unbeachtet läßt und z. B. für *Oenothera* die Beteiligung von mehr als zwei Tunicaschichten am Aufbau der Blattspreite bezweifelt, so ist das nicht wohlgetan; noch schwerer ist seine Zurückhaltung gegenüber den bestimmten Angaben LANGES (1927) über die diplochlamydien *Solanum*-Chimären zu verstehen. An der histogenetischen Analyse vorgesetzter Blattzustände, die allein sicheren Aufschluß geben könnten, ist bis jetzt jeder Untersucher gescheitert, wenn er nicht wie LANGE chromosomal heterogenes Material vor sich hatte; auch die neueste Arbeit aus der Schule BUDERS, die von SCHNABEL (1941), weiß über die späteren Schicksale des Gewebezapfens, der aus der dritten Lage in die Blatthöcker eintritt, nichts auszusagen. An Periklinalchimären, deren Komponenten sich in der Plastidenfärbung unterscheiden, läßt die Arbeitsteilung zwischen den Histogenen sich mit bloßem Auge oder mit der Lupe in ihrer Gesetzmäßigkeit wie in in ihren kleinen und größeren Unregelmäßigkeiten ablesen. Wenn RISCHKOW (1936) für bunte Formen von *Salix aurita* und *Ballota nigra* angibt, daß der größte Teil des Blattgewebes aus der subepidermalen Schicht hervorgeht, weil das ganze Blatt bei der ersten Pflanze bis auf kleine helle albonucleate Bezirke am Mittelnerv grün, bei der zweiten bis auf kleine ebenso gelagerte grüne Flecke weiß ist, so haben wir damit besonders sichere Fälle dieses Verhaltens vor uns, obwohl keine entwicklungsgeschichtlichen Studien ausgeführt sind. Und wenn er aus der Struktur einzelner unter *Pelargonium*-Blätter mit grüner Subepidermis, farbloser dritter Schicht und grünem Zentralgewebe schließt, daß hier stellenweise triplochlamydische Chimären vorliegen und daß auch die vierte Schicht des Vegetationspunktes Anteil an der Bildung des Blattes nehmen kann, ist an der Richtigkeit dieses Schlusses nicht zu zweifeln. „Hier hatte die Natur die einzelnen Schichten markiert“, wie der Autor sagt.

Bemerkenswert ist, daß die Oberhaut der Dikotylenblätter in den albocincten und viridicincten (albocordaten) Sippen noch verhältnismäßig spät den Charakter der nur antiklin segmentierenden Tunica verlieren und die Teilungsweise des schon im Vegetationspunkt nach allen Richtungen segmentierenden Corpus annehmen kann; bei der zweiten Tunicaschichte tritt dieser Wechsel der Wachstumsweise regelmäßig und viel früher ein. Ob wir noch einmal erfahren werden, worin sich der Zustand einer Tunica von dem eines corpusartigen Meristems unterscheidet?

### Zusammenfassung.

Bei der weißrandigen, haplochlamydischen *Prunus Pissardi var. Hessei* wird, wie bei anderen albocincten Formen, die Epidermis der jungen Blattanlagen am Blattrand periklin geteilt und liefert die weißen Säume und Zähne. Bei einer typischen Sippe beteiligt sich das Dermatogen nicht an der Bildung des Mesophylls.

*Dracaena deremensis var. Warneckei* und *var. Bausei* sind Mesochimären mit grünem Ekto- und Endosoma und farblosem Mesosoma. Der histogenetische Nachweis ist noch zu erbringen.

Bei *Pelargonium zonale „Freak of Nature“* kommt die Fähigkeit, die Oberhaut an den Blatträndern periklin zu teilen, nur dem Ektosoma zu. Wenn der farblose Gewebekern Gelegenheit erhält, eine Epidermis zu bilden, wie an ganz farblosen Zweigen, zeigt er diese Fähigkeit nicht.

Bei *Veronica gentianoides f. albocincta* scheint auch der grüne Gewebekern, nicht bloß die albinotische Oberhaut, die Spaltung der Epidermis zu vererben, und Spaltung scheint zu dominieren über Fehlen der Spaltung.

Schon eine rein grüne Sippe der *Veronica gentianoides* führt die Teilung der Epidermis an den Rändern der Kelch- und Kronblätter und, wie vermutlich die Angehörigen aller verwandten Sympetalenfamilien, besonders im Integument der Samenanlagen aus. Das anomale Verhalten der weißrandigen Sippe beruht also darauf, daß der lokale Wirkungsbereich des Charakters „Epidermisspaltung“ erweitert ist.

Bei *Prunus* scheint die Tendenz zu perikliner Teilung der Epidermis in den Drüsenzotten der Blattränder primär vorhanden zu sein. Die anomale Struktur der *Prunus Pissardi var. Hessei* käme dann durch zeitliche Vorverlegung der Dermatogenspaltung zustande.

### Literaturverzeichnis.

BONSTEDT, Pareys Blumengärtnerei. I. Bd. Berlin 1931. — CORRENS, Nicht mendelnde Vererbung. Handb. d. Vererbungsw., Lief. 22, Berlin 1937. (Nachge lassen, mit Zusätzen von F. v. WETTSTEIN.) — CROSS, The structure of the growing point and the development of the bud scales of *Morus alba*. Bull. Torr. Bot. Club **63**, 451—465 (1936). — Ders., The origin and development of the foliage leaves and stipules of *Morus alba*. Ebenda **64**, 145—163 (1937). — FOSTER, A neglected monograph on foliar histogenesis. Madroño **3**, 321—325 (1936). — Ders., Structure and behavior of the marginal meristem in the bud scales of *Rhododendron*. Amer. Jour. Bot. **24**, 304—316 (1937). — Ders., Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. Bot. Review **5**, 454—470 (1939). — GRÉGOIRE, Données nouvelles sur la morphogénèse de l'axe feuillé dans les Dicotylées. C. R. S. Ac. Sc. Paris **200**, 1127 (1935). — Ders., Les liens morphogénétiques entre la feuille et la tige dans les Dicotylées. Ebenda **200**, 1349 (1935).

Ders., La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. *Cellule* **47**, 287—452 (1938). — HAHN, Dracaena. Der Blumen- und Pflanzenbau, vereinigt mit Die Gartenwelt, **40**, 149 (1936). — HANSTEIN, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. *Botan. Zeit.* **26**, Sp. 697—787 (1868). — IMAI, Geno- and plasmotypes of variegated Pelargoniums. *Jour. of Genet.* **33**, 169—195 (1936). — JONES, Chimaeras: A summary and some special aspects. *Bot. Review* **3**, 545—562 (1937). — KAUSSMANN, Vergleichende Untersuchungen über die Blatt-natur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter. *Bot. Archiv* **42**, 503—572 (1941). — KRÜGER, Vergleichend-entwicklungs geschichtliche Untersuchungen an den Frucht-knoten und Früchten zweier Solanum-Chimären und ihrer Elternarten. *Planta* **17**, 372—436 (1932). — KÜSTER, Beiträge zur Morphologie der panaschierten Gewächse. *Biol. Zbl.* **54**, 89—95 (1934). — LEINFELLNER, Das epidermale Randwachstum der Fruchtblätter. *Bot. Archiv* **40**, 507—515 (1940). — NETOLITZKY, Anatomie der Angiospermen-Samen. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. X. Berlin 1926. — Ders., Die Pflanzenhaare. Ebenda, Bd. IV. Berlin 1932. — RAUTER, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. *DSchr. Akad. Wiss. Wien, Math. Natw. Cl.* **81**, 2. Abt., 1—48 (1872). — REINKE, Beiträge zur Anatomie der an Laub-blättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Secretionsorgane. *Jb. wiss. Bot.* **10**, 119—178 (1876). — RENNER, Zur Kenntnis der nichtmendelnden Bunt-heit der Laubblätter. *Flora* **130**, 218—288 (1936a). — Ders., Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschiert er und rein grüner Blätter von *Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*, *Spiraea*, *Chlorophytum*. *Flora* **130**, 454—466 (1936b). — RISCHKOW, Materialien zur Kenntnis der Periklinalchimären. *Biol. Zbl.* **51**, 677—694 (1931). — Ders., Buntblättrige Chimären und der Ursprung des Mesophylls bei Dicotylen-donen. *Genetica* **18**, 313—336 (1936). — SCHNABEL, Der Bau des Sproßvegetations-punktes von *Honckenya p.*, *Silene m.*, *Dianthus c.* und *Clematis p.* *Bot. Archiv* **42**, 461—502 (1941). — SCHNARF, Embryologie der Angiospermen. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. X/2. Berlin 1929. — SCHNEIDER, Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Jena, Bd. I 1906, Bd. II 1912. — SPROTTE, Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. *Bot. Archiv* **40**, 463—506 (1941). — TROLL, Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Bd., 2. Teil, 1. Lief. Berlin 1938. — WARMING, De l'ovule. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 6, t. **5**, 177—266 (1878). — WURDINGER, Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von *Euphrasia Rostkoviana*. *DSchr. Akad. Wiss. Wien, Math. Natw. Kl.* **85**, 511—529 (1910). — Weitere Literatur bei RENNER, 1936a und b.

# Revision der Lebermoosgattung *Leptolejeunea* Spr. in der Indomalaya.

Von Th. Herzog, Jena.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Mit 30 Abbildungen im Text.

---

Die bisherige Unterscheidung der SPRUCESchen Gattungen *Leptolejeunea* und *Drepanolejeunea* gründete sich nach den verschiedenen Autoren auf recht oberflächliche und meist verschwommene Merkmale, so daß man fast mehr von einer gefühlsmäßigen Trennung sprechen konnte.

Sowohl SPRUCE<sup>(1)</sup>, der Begründer der beiden Gattungen, wie auch spätere Autoren, so SCHIFFNER<sup>(11)</sup> und STEPHANI<sup>(14)</sup>, gaben natürlich Unterschiede an, doch sind sie entweder so gleitend oder überhaupt unzutreffend, daß nicht viel mit ihnen anzufangen ist. Ihr Nachteil besteht hauptsächlich darin, daß die vorhandenen Schwierigkeiten kaum irgendwo — wenigstens nicht bei STEPHANI und SCHIFFNER — diskutiert werden. Einzig A. W. EVANS<sup>(2)</sup> spricht sich über die Unterschiede zwischen den beiden Gattungen in kritischer Weise aus. Wenn sich seine Bemerkungen auch nur auf amerikanische Arten beziehen, so sind doch alle für eine Gesamtbetrachtung wichtigen Elemente darin enthalten, und es lohnt, sich ihrer hier eingangs zu erinnern. EVANS faßt seine Ansicht über *Leptolejeunea* und *Drepanolejeunea* folgendermaßen zusammen:

„The most reliable differences between the two genera are to be found in the shape of the leaves and in the characters drawn from the keels and horns of the perianths. In *Leptolejeunea* the leaves are gradually dilated from a narrow base and are rhombic, ovate or lanceolate in outline; their apices, although sometimes acute, are scarcely acuminate and are usually plane (Abb. 1). In *Drepanolejeunea* the leaves are abruptly dilated from a still narrower base, and are more or less triangular in outline, their apices are long and slender and usually reflexed. In *Leptolejeunea* the keels and horns of the perianth are smooth or nearly so, while in *Drepanolejeunea* they are rough and

often spinose. In *Leptolejeunea* also the leaves are usually ocellate and the inflorescence autoicous, while in *Drepanolejeunea* the leaves are rarely ocellate and the inflorescence is usually dioicous. It must be admitted however that there are species, which is difficult to assign definitely to either genus, and in such cases we must rely upon a combination of characters rather than upon any single generic difference."

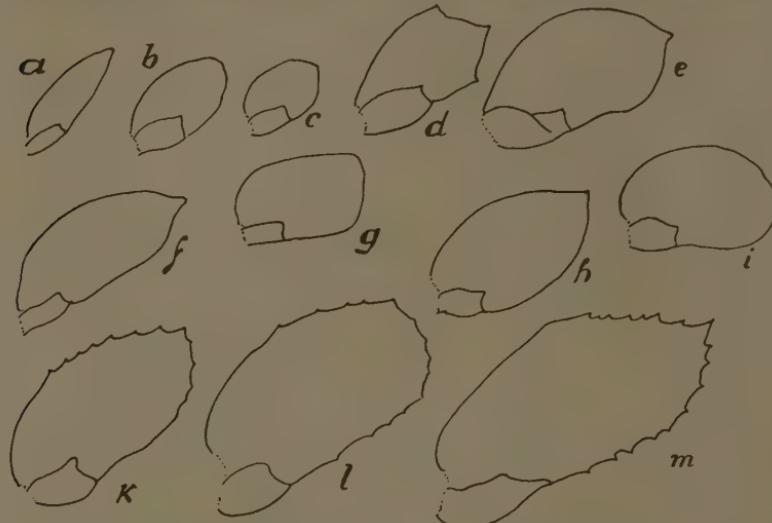


Abb. 1. Blattformen der Gattung *Leptolejeunea*.

a L. Massartiana, b und c L. subacuta, d L. subdentata, e L. foliicola, f L. radiata, g L. epiphylla, h L. Balansae, i L. truncatifolia, k L. Schiffneri, l L. vitrea, m L. grossidens.

Man sieht, auch EVANS ist sich über die Abgrenzung der beiden Genera nicht ganz klar. Überdies steht er mit seiner Angabe über die Unterschiede in der Geschlechterverteilung mit STEPHANI, der ja einen Überblick über die ganze Gattung, also auch die afrikanischen und asiatischen Arten, besitzt, im Widerspruch. Dieser findet viel häufiger Diözie als Monözie. Und wenn auch bei dem oft fragmentarischen Material Diözie vorgetäuscht werden kann, wenn beim Präparieren der oft stark verzweigten und ineinander verwebten Pflanzen leicht die ♂ Äste oder Sproßteile abgerissen werden und dann als selbständige Sprosse erscheinen, so ist doch in vielen Fällen, auch nach meiner Erfahrung an sehr umfangreichem Material bei *Leptolejeunea*, Diözie weit verbreitet. Bei den indomalayischen Arten überwiegt sie sogar weitaus.

Merkwürdigerweise sind EVANS, obwohl er die Dinge richtig abbildet, die Unterschiede im Zellwandbau und dem Typus des Basalocellus entgangen. Hier scheinen mir aber wesentliche, gattungstrennende Unterschiede vorzuliegen. Ebenso sind EVANS, wie seine Abbildungen beweisen, zwar die Unterschiede zwischen den Amphigastri en seiner *Drepanolejeuneen* und *Leptolejeuneen* aufgefallen, aber er verwertet sie nicht zur Abgrenzung der Gattungen. Allerdings gewinnen sie ihr Gewicht erst bei der Vergleichung einer größeren Zahl von Arten. Denn durchgreifend sind auch sie keineswegs. Immerhin kann man feststellen, daß bei *Leptolejeunea* im allgemeinen ein basaler Teil (Discus) von den schmalen, spreizenden Zipfeln deutlicher abgegliedert ist als bei *Drepanolejeunea*. Er ist bei *Leptolejeunea* entweder breit trapezförmig oder gar quer-rektangulär mit meist deutlich ausgeprägten Ecken, während er bei *Drepanolejeunea* eher als keilförmig zu bezeichnen wäre. Damit zusammen geht bei *Leptolejeunea* eine meist aus langen, schmalen Zellen bestehende Säumung des Discus. Bei *Drepanolejeunea* sind die Zellen des Discus unter sich ähnlicher, weniger stark in Rand- und Innenzellen differenziert.

Da ich in meinen „Studien über *Drepanolejeunea* I“<sup>(3)</sup> über die meisten hier angeführten Punkte schon ausführlich gesprochen habe, kann ich mir eingehendere Bemerkungen ersparen und statt dessen auf obige Schrift hinweisen.

Auch mir ist es, wenn ich von den angeführten, mehr gradweise schwankenden Merkmalen absehe, bis jetzt nicht möglich gewesen, mehr als die freilich recht auffälligen Unterschiede im Blattzellnetz für eine Trennung der beiden Gattungen geltend zu machen, es sei denn der Typus des Basalocellus, den schon ZWICKEL<sup>(17, 18)</sup> als „keilförmig“ bezeichnet. In der Tat ist dieser besondere Ocellentypus nur bei *Leptolejeunea* zu finden.

Wenn es auch bei *Leptolejeunea* keine Blätter mit stark gegliederten Rändern, sondern nur einfachere Formen als bei *Drepanolejeunea* gibt, so läßt sich doch sowohl die für *Drepanolejeunea* charakteristische sichelige Krümmung in schwacher Ausprägung auch bei manchen *Leptolejeuneen* nachweisen, wie auch die einfacheren Perianthformen der meisten *Leptolejeuneen*, ja noch einfachere, wieder bei manchen *Drepanolejeuneen* gefunden werden. Den von SPRUCE hervorgehobenen Unterschied der bractae  $\delta$ : *Drepanolejeunea* — monandrae, *Leptolejeunea* — diandrae, kann z. B. schon STEPHANI nicht bestätigen. Er schreibt in „Species Hepaticarum“ ausdrücklich bei *Drepanolejeunea* „diandrae“. Ich selbst habe zwar bei den indomalayischen *Leptole-*

*jeuneen* die ♂ Brakteen stets diandrisch getroffen, kenne aber von *Drepanolejeunea* bei zunächst verwandten Arten monandrische (*D. dactylophora*) und diandrische (*D. Micholitzii*). Diandrisch sind sie auch bei *D. Thwaitesiana*. Auch mit diesem, von *Leptolejeunea* aus, zunächst aussichtsreich erscheinenden Merkmal ist also systematisch wenig gewonnen.

Es bleibt also nur das lockere Blattzellnetz und der Ocellentypus für *Leptolejeunea* als charakteristisch bestehen. Denn selbst das erwähnte Amphigastrienmerkmal, das ich anfangs für *Leptolejeunea* als kennzeichnend ansah, nämlich die scharfe Abgliederung eines von größeren Randzellen eingefaßten, etwa rechteckigen Basaldiscus, hält nicht überall stand. Denn auch bei *Leptolejeunea* gibt es Arten, bei denen die Abgliederung weniger deutlich hervortritt, z. B. *L. subrotundifolia*.

Wir sind also, wie in so vielen Fällen, auf eine Summe von Merkmalen angewiesen — wie dies auch EVANS<sup>(2)</sup> mit Recht betont —, deren Bedeutung in jedem einzelnen Fall kritisch abgewogen werden muß und deren systematische Verwertbarkeit nur durch vergleichende Untersuchungen erschlossen werden kann. So rechne ich z. B. Arten mit lockerem, großzelligem Blattzellnetz, dessen Wände regelmäßig mit knötchenartigen medianen Verdickungen versehen sind, immer zu *Leptolejeunea*, da dieses Merkmal höchst gleichmäßig eine größere Gruppe von Arten unter sich verbindet und auch Arten mit etwas abweichenden Amphigastrien eng verknüpft. Auch Arten mit querbreitem rechteckigem Amphigastrialdiscus sind stets als *Leptolejeuneen* anzusehen. Das Zellnetz kann hier aber auch zuweilen, wie bei den Arten um *L. truncatifolia*, die medianen Knötchen entbehren; es ist aber locker und durchsichtig wie bei allen *Leptolejeuneen*, und der Ocellentypus ist derselbe. Auf alle Fälle besteht die Möglichkeit, alle echten *Leptolejeuneen* durch irgendwelche Übereinstimmungen in enge Beziehungen zu einander zu bringen und sie sowohl in einer Reihe aneinanderzufügen, wie auch durch Querverbindungen netzartig mit einander zu verketteten.

Dagegen wird es nicht möglich sein, irgendwelche echte *Drepanolejeunea* unmittelbar in engere verwandtschaftliche Beziehung zu einer *Leptolejeunea* zu bringen. Dies scheint mir ein ausschlaggebender Grund dafür, die beiden Gattungen trotz ihrer unscharfen Grenzen als systematische Einheiten bestehen zu lassen. Ebenso ist mir dies aber auch der Anlaß, einige bisher bei *Leptolejeunea* eingereihte Arten aus dieser Gattung auszuschließen. Ihr Verbleib würde gegen die bisher gewonnenen Ergebnisse empfindlich verstößen. Es handelt sich hierbei um „*L. cyclops* (Sde Lac.), *Fleischeri* St., *longicruris* St. und *L. spicata* St.“, die durch ihr sehr engmaschiges, derbwandiges Zell-

netz ohne Verdickungen in den Ecken oder Knötchen in der Mitte der Wände, sowie die Form der fast discuslosen Amphigastrien nicht zu *Leptolejeunea* passen, sondern entweder als besondere Sektion bei *Drepanolejeunea* untergebracht oder als eigene Gattung abgetrennt werden müssen. Ich ziehe das letztere vor und versetze somit die genannten Arten zu der neuen Gattung *Rhaphidolejeunea* Herz., für deren Namen die nadelförmig langen und schmalen Amphigastrienzipfel verantwortlich sind. Obschon ich eine Beschreibung der Gattung und somit ihre eigentliche Neuaufstellung einer gesonderten Publikation vorbehalte, möchte ich hier schon vorausschicken, daß sich bei der vergleichenden Untersuchung der genannten Arten die Identität von „*Leptolejeunea cyclops* (Sde Lac.)“ mit „*L. spicata* St.“ ergeben hat. Die letztere wird daher in den Rang eines Synonyms verwiesen, wodurch sich die Zahl der bekannten *Rhaphidolejeunea*-Arten also auf drei reduziert.

Ich charakterisiere nunmehr die Gattung *Leptolejeunea* Spruce emend. Herz. folgendermaßen: Schizostipe, fast immer epiphylle Lejeuneaceengattung mit stets auf lateralen Kurztrieben stehenden ♀ Gametangien, verhältnismäßig einfach geformten, meist länglichen Blättern mit geringer Randgliederung und auffallend weitmaschigem, durchsichtigem, meist ocelliertem Zellnetz. Der Basalocellus ist stets nach dem keilförmigen Typus (ZWICKEL) (<sup>17</sup>) gebaut. Amphigastrien fast immer mit gut abgesetztem Basaldiscus und differenzierten Randzellen. Perianthien 5-hörnig. Hörner meist kurz und wenig oder gar nicht bewehrt.

Zur Erläuterung sei hinzugefügt, daß der basale Discus meist nur bei den Stengelamphigastriien gut ausgeprägt ist und nach seinem Umriß etwa als querbreit rechteckig bezeichnet werden könnte. Mit „Rechteck“ wird hier natürlich nichts geometrisch Exaktes gemeint. Es handelt sich bei dieser Bezeichnung nur um eine Abstraktion der Grundform, die einem schmalen, quergestellten Rechteck oder niederem Trapez am nächsten kommt. Auch wo in der Begrenzung nicht immer rechte Winkel auftreten, ist doch der Zellbau insofern stets derselbe, als die Ränder dieses Feldes immer von vier schmalen Zellen gebildet werden, von denen zwei (die Dilatationszellen) quer am oberen Rand verlaufen, während zu beiden Seiten, ungefähr rechtwinklig dazu, je eine weitere schmale Zelle gegen die Insertion herabläuft. Nur bei *L. epiphylla* und *subrotundifolia* sind diese Zellen schief gestellt. Zwei weitere konvergierende schmale Zellen, mit ihrer Innenwand schon dem Stämmchengewebe angeheftet, bilden den hinteren Abschluß und zugleich Anschluß an die Rückenzellen des Stämmchens. In diesen

Rahmen von schmalen Zellen eingeschlossen liegt stets ein Feld von auffallend kleinen Zellen, die als Rhizoidinitialen anzusprechen sind. An ihrer Stelle, oder richtiger aus ihnen sich erhebend, finden wir häufig jenes Organ, das SCHIFFNER<sup>(12)</sup> als „Paramphigastrium“ bezeichnet hat und das als schildförmige flache Platte einem Rhizoidbündel als Unterlage dient. Kaum irgendwo werden Paramphigastrien schöner als bei gewissen *Leptolejeuneen* entwickelt sein. Das Paramphigastrium scheint sich bei den Brutästchen von *L. Schiffneri, foliicola* u. a. zur Haftscheibe umzuwandeln.

Ferner dürfte hier noch eine Bemerkung über den bisher kaum beachteten, von ZWICKEL<sup>(17)</sup> hervorgehobenen besonderen Bau des immer vergrößerten Basalocellus am Platze sein. Dieser besteht nämlich aus einer großen, blasenförmigen, schmal keilförmig ins basale Blattzellnetz eingesetzten Zelle, die ihre Schmalseite der dorsalen Blattoberfläche zuwendet und mit ihrer polsterartig breiten ventralen Erhebung gewöhnlich unter den Lobulusrand gebettet ist. Außer diesem wohl immer vorhandenen Basalocellus besitzen die meisten Arten der Gattung noch weitere Ocellen, die entweder in einer medianen unterbrochenen Linie zu mehreren oder in der Blattmitte einzeln auftreten oder schließlich unregelmäßig über die Blattfläche zerstreut sind. Diese verschiedene Anordnung, sowie auch Inhalt und damit verbundene Farbunterschiede liefern brauchbare Artmerkmale.

Sehr gleichartig und für den Kenner sofort als typisch für *Leptolejeunea* erfaßbar ist schließlich das ziemlich lockere, großmaschige, fast wasserhelle Blattzellnetz. Schon dieses Zellnetz läßt auf den ersten Blick eine *Leptolejeunea* von einer *Drepanolejeunea* unterscheiden. Einen Hinweis darauf findet man schon in meinem ersten Beitrag „Studien über *Drepanolejeunea I*“<sup>(3)</sup>, wo ich GOEBELS *Drepanolejeunea quinqueradiata* auf Grund ihres Zellnetzes ohne weiteres zu *Leptolejeunea* versetzen konnte.

Die Ausbildung dér Gametangienäste ist bei *Leptolejeunea* und *Drepanolejeunea* ungefähr dieselbe, bei beiden auch sind im Involucralkreis die Blattschnitte mehr oder weniger mit einander verwachsen.

In den Perianthformen wird bei *Leptolejeunea* ein ähnlicher Gestaltenwechsel wie bei *Drepanolejeunea* beobachtet, wenn auch bei *Leptolejeunea* nicht dieselben Extreme erreicht werden. Immerhin reicht die Spanne bei *Leptolejeunea* von den 5-kieligen, umgekehrt pyramidenförmigen, kaum gehörnten Formen z. B. einer *L. foliicola* bis zu den lang gehörnten Perianthien einer *L. vitrea* (= *quinqueradiata*), die in dem Grad ihrer Hornausbildung etwa eine Parallele zu jenen von

*Drepanolejeunea laevicornua* und *D. spinoso-cornuta* bilden. So schmale und gedornte Hörner wie bei *D. dactylophora* und *D. Micholitzii* kommen allerdings bei *Leptolejeunea* nicht vor.

Die Geschlechterverteilung ist wie bei *Drepanolejeunea* gewöhnlich diözisch. Einhäusige Arten bilden die Ausnahme.

Was die Standortsbedingungen von *Leptolejeunea* betrifft, so ist diese Gattung noch exclusiver epiphyll als *Drepanolejeunea*. Sie bildet mit ihren meist rosettig ausgebreiteten Zweigsystemen im Alter gewöhnlich kaffeebraun gefärbte Flecken. Mir ist bei *Leptolejeunea* überhaupt nur eine einzige Art (*L. subrotundifolia*) von anderem Substrat (Rinde) bekannt.

Im trockenen Zustand wenden die meisten *Leptolejeuneen* ihre Blätter von der Blattoberfläche weg und lassen sich dadurch gewöhnlich schon unter der Lupe von *Drepanolejeunea* und den meisten andern epiphyllen Lejeuneen unterscheiden. Nur wenige (wie *L. epiphylla* und *picta*) haben der Blattepidermis aufgepreßte, flach ausgebreitete Blätter.

Die vegetative Vermehrung<sup>(1, 2, 12)</sup> sowohl bei *Leptolejeunea* wie bei *Rhaphidolejeunea* erfolgt übereinstimmend mit *Drepanolejeunea* durch recht charakteristische Brutästchen, deren unterstes Blattpaar wie dort stark differenziert und meist gespreizt nach rückwärts gerichtet ist, während die Amphigastrien große Haftscheiben tragen. Allerdings sind die Brutästchen noch nicht bei allen Arten beobachtet. Ich kenne sie bisher nur von *L. Schiffneri*, *foliicola*, *subrotundifolia*, *subdentata*, *punctata* und *subacuta*, sowie von *Rhaphidolejeunea longiceruris*, doch können sie unter gewissen Bedingungen wohl bei allen auftreten. Bei *L. foliicola* sind gewisse Seitenäste mit gegen die Spitze zu winzig werdenden Blättchen als Brutastträger differenziert.

In der vorliegenden Studie werden nur die indomalayischen Arten der Gattung besprochen, bzw. revidiert. Eine ausführliche Beschreibung der schon genügend umgrenzten Arten erübrigt sich hierbei. Ihre Diagnosen können bei STEPHANI nachgelesen werden. Ich beschränke mich also auf die notwendigen kritischen Bemerkungen und die sich daran knüpfenden systematischen Ergebnisse. Ausführlich beschrieben werden nur einige neue Arten, die sich in dem umfangreichen, mir von Herrn Dr. FRANZ VERDOORN zur Bearbeitung übergebenen Material (über 400 Konvolute!) befanden. Schließlich bietet ein Schlüssel und der Versuch einer natürlichen Gliederung der untersuchten 23 Arten eine Übersicht über die in der Indomalaya bekannt gewordenen Gattungsvertreter.

Leider war es nicht zu vermeiden, daß einige nur wenig bekannte und nicht mit Sicherheit im Original erhältliche Arten ungeklärt blieben.

Bei dem Stand der Dinge konnte nur eine möglichst weitgehende Bereinigung der Gattung angestrebt werden. Nicht gesehen habe ich von den rite publizierten Arten der Gattung *Leptolejeunea Lepini* (G.ms) und *L. maculata* (Mitt.). Der wiederholte Versuch, zu den Quellen des in Genf wohlverwahrten Herbariums Stephani vorzudringen, wurde mir durch die Ungunst der Kriegszeit verunmöglicht, Leihsendungen wegen der politischen Lage verweigert. Ich glaube jedoch, auch so genügend gesehen zu haben, um mir ein Urteil über die Leptolejeuneen Indomalayas erlauben zu dürfen. Proben von den meisten Originaltypen konnte ich durch die große Gefälligkeit von Herrn Dr. FRANZ VERDOORN einsehen. Auch der Direktion des Rijksherbariums in Leiden bin ich für die freundliche Überlassung des sehr wichtigen Originale von *Lejeunea cyclops* Sde Lac. zu aufrichtigem Dank verpflichtet. Schließlich haben mich auch die Botanischen Museen von Berlin, München und Hamburg mit bekannter Bereitwilligkeit unterstützt. Allen sei hier mein bester Dank ausgesprochen.

Der größte Teil des untersuchten Materials ist von Herrn VERDOORN selbst oder V. SCHIFFNER gesammelt. Das letztere habe ich selbst durchlaufend numeriert. Dazu kamen Aufsammlungen anderer Reisender, wie HOLTTUM (Malakka), MASSART, GOEBEL, FLEISCHER, VELDHUIS, BÜNNEMEYER, JACOBSON, RENNER (Java und Sumatra), SCHÄFER (Sumatra), DOCTERS VAN LEEUWEN (Krakatau), HALLIER, WINKLER, CLEMENS (Borneo), KJELLBERG (Celebes), WARBURG (Molukken, Philippinen), BAKER, RAMOS, ROBINSON (Philippinen), LE RAT (Neu Caledonien), SETCHELL (Tahiti).

Die sanguinische Hoffnung, die V. SCHIFFNER 1900 bei seiner Veröffentlichung der „*Hepaticae Massartianae*“<sup>(10)</sup> aussprach, er werde in nicht zu ferner Zeit in den Fortsetzungen zu „*Expositio Plantarum in itinere Indico annis 1893/94 suscepto collectarum*“ befriedigende Beschreibungen der neuen Arten mitteilen können, hat sich leider nicht erfüllt. Die genannte Veröffentlichung ist ein Torso geblieben, der gerade noch die Gattung *Jackiella* erreichte, also noch nicht ein Drittel seines Materials erfaßte. Es gehörte aber auch ein uferloser Optimismus dazu, ein solches Riesenwerk allein bewältigen zu wollen. So sind denn auch die drei in den „*Hepaticae Massartianae*“ enthaltenen neuen Leptolejeuneen bis heute unbeschrieben geblieben. Ihre Originale habe ich ebenfalls durch die Gefälligkeit von Herrn VERDOORN erhalten und kann mich daher in meiner Revision auch über sie aussprechen. Als „gute“ Arten haben sich nur 2 derselben bewährt. Um SCHIFFNERS Vorarbeit zu würdigen, habe ich seine Namen, die „*nomina nuda*“ ge-

blieben waren, unter der Autorschaft („Schiffn. nomen solum“) übernommen.

Die Untersuchung dieses großen Materials ergab neben vielen Bestätigungen guter Arten und der Beschreibung einiger neuer auch die Notwendigkeit des Ausschlusses mehrerer irrtümlich bei *Leptolejeunea* untergebrachter Arten. Bei den nachfolgend aufgezählten Arten handelt es sich im Gegensatz zu den in der neuen Gattung *Raphidolejeunea* abgetrennten Species um solche, die gar keine näheren Beziehungen zu *Leptolejeunea* aufweisen und z. T. noch gar nicht mit Sicherheit anderswo zugewiesen werden können.

Aus der Gattung *Leptolejeunea* auszuscheiden ist *L. cuspidata* St., deren Cotypus (leg. FLEISCHER, Java) im Herbar Verdoorn (no. 1152) sich als unverkennbar identisch mit *Taxilejeunea apiculata* (Sde Lac.) Eifrig erweist. Daß es sich um diese Pflanze handelt, geht auch aus STEPHANIS Handzeichnung in seinen „Icones“ hervor. Die Verwechslung ist sicher durch die epiphylle Lebensweise und die für eine *Lejeunea* ungewöhnlich schmalen Amphigastrienzipfel zustande gekommen. Bei oberflächlicher Betrachtung ist auch eine gewisse Ähnlichkeit mit einer *Leptolejeunea* zuzugeben. Alle Einzelheiten aber widersprechen der Zuordnung zu dieser Gattung.

Auszuschließen ist ferner mit Sicherheit *L. curvatifolia* St. (Neu-Guinea), die nach der Abbildung in den Icones<sup>(14)</sup> eine unzweifelhafte *Drepanolejeunea* der Sektion *Serrulatae* ist und höchstwahrscheinlich sich als identisch mit einer Form von *Drepanolejeunea Thwaitesiana* oder *fissicornua* erweisen dürfte.

Gleichfalls nicht in die Gattung einzuordnen ist *L. minutistipula* St. (Neu-Guinea), deren sonstige Unterbringung mir aber noch unklar ist, und *L. erecta* St. (Sikkim-Himalaya), die schon wegen ihrer breitzipfligen, halbmondförmigen Amphigastrien keinesfalls zu *Leptolejeunea* gehören kann.

Unklar bleibt, was STEPHANI unter seiner — allerdings nur in den Icones enthaltenen — *L. Kamphoevenii* St. versteht. Ihr Name ist auf alle Fälle „nomen nudum“. Die Pflanze selbst dürfte nach der Abbildung zu *L. epiphylla* (Mitt.) zu rechnen sein.

Ganz mysteriös bleibt *L. integrifolia* St., bei deren Abbildung die Vermutung auftaucht, daß Blätter und Perianth gar nicht zu derselben Pflanze gehören. Jedenfalls widerspricht das plattgedrückte zweiohrige Perianth, das sehr stark an gewisse *Leptocoleen* erinnert, allem, was bei *Leptolejeunea* bekannt ist und denkbar erscheint.

Diese Ergänzungen und Richtigstellungen haben das bisherige Bild der indomalayischen *Leptolejeuneen* recht erheblich verändert, wie

sich aus der folgenden Gliederung und schlüsselartigen Zusammenstellung der Arten ergibt.

### Gliederung und Artenschlüssel der Gattung Leptolejeunea.

A. Blattzellen in Ecken und Wänden deutlich knotig verdickt.

I. Große Formen mit gesägten Blättern. Ohne oder mit Basalocellus oder mit Basalocellus und einem Medianocellus.

1. B. breit und stumpflich gespitzt oder abgerundet.

a. Perianthörner groß und deutlich abgesetzt.

*a. Amphigastr.zipfel fast unversehrt*

**1. L. vitrea**

*β. Amphigastr.zipfel grob dornig gezähnt*

**3. L. dentistipula**

b. Perianthörner kürzer, in den Perkörper verfließend

**2. L. borneensis**

2. B. scharf zugespitzt, Zähnung grob

**4. L. grossidens**

II. Große und mittelgroße Formen mit Basalocellus und median unterbrochen gereihten Ocellen. Per.hörner klein.

1. B. gezähnt.

a. B. an beiden Rändern gezähnt

**5. L. Schiffneri**

b. B. am Hinterrand mit 3 großen Zähnen

**6. L. maculata**

2. B. ganzrandig oder undeutlich gezähnt.

*a. Amphigastrien stumpf- und breitzipflig*

**8. L. foliicola**

*b. Amphigastrien mit schmalen, spitzen und aufgerichteten Zipfeln*

**9. L. radiata**

**10. L. lancifolia**

III. Größere Form mit spärlich gezähnten Bl. und unregelmäßig zerstreuten, oft undeutlichen Ocellen. B.ränder in  $\frac{2}{3}$  Höhe eckig vorspringend

**7. L. subdentata**

IV. Mittelgroße Form mit symmetrischen, ovalen, spitzen, unversehrten Blättern und Medianocellus

**11. L. Balansae**

V. Kleine Formen mit gereihten und zuweilen zerstreuten Ocellen. Per.hörner klein.

1. Grundform des B. ein Parallelogramm

**12. L. epiphylla**

2. B. etwa eiförmig, A. bl. sehr klein

**13. L. subacuta**

3. B. breit dachförmig zugespitzt

**14. L. rhombifolia**

4. B. oblong, stumpflich, etwas unsymmetrisch

**15. L. Massartiana**

5. B. schmal lanzettlich

**16. L. Renneri**

VI. Kleine Form mit breiteiförmigen B. und meist nur mit Basalocellus. Auf Rinde

**17. L. subrotundifolia**

VII. Kleine Form mit eiförmigen, spitzen und gezähnten Blättern und Medianocellus

**18. L. serrulata**

B. Mittelgroße bis kleinste Formen. B.zellen an Ecken und derben Wänden nicht oder schwach knotig verdickt. Außer dem Basalocellus auch stets über die B.fläche zerstreute Ocellen.

I. Amphigastrien ohne Ocellen.

1. Zweihäusig. B. stumpf.

*a. B.zellen längs des Vorderrandes in einem breiten Streifen klein,  $15 \times 15$  bis  $14 \times 20 \mu$ , großzelliges Mittefeld armzellig, schmal. Ocellen zahlreich, schwach gefärbt*

**19. L. truncatifolia**

- b. B.zellen längs des Vorderrandes nur in 2—3 Reihen kleiner, Mittelfeld mit auffallend großen Zellen, fast die ganze B.breite einnehmend. Ocellen weniger zahlreich, schwach gefärbt      20. *L. ligulata*
- c. B.zellen überall ziemlich gleich groß, Ocellen weniger zahlreich, 2 gepaarte Basalocellen wesentlich größer und schmal, alle dunkel gefärbt      21. *L. picta*
- 2. Einhäusig. B. kurz gespitzt      22. *L. punctata*
- II. Amphigastrien mit Ocellen      23. *L. amphiophthalma*

### Spezieller Teil.

Die älteste beschriebene Art von *Leptolejeunea* ist *L. vitrea* (NEES). Wenn auch die Gruppe von Lejeuneen, zu der sie gehört, erst sehr viel später, nämlich durch SPRUCE in „Hepaticae Amazoniae et Andinae“<sup>(13)</sup>, zu einer eigenen Gattung erhoben wurde, so ist ihre Sonderstellung doch schon den Autoren der „Synopsis Hepaticarum“ aufgefallen; denn sie begründen darauf eine Abteilung „Aberrantes“ mit der Charakterisierung „amphigastris bipartitis, laciniis subulatis divergentibus, nonnunquam obsoletis“. Zu ihr rechnen sie *L. vitrea*, *polyrhiza* und *elliptica*, sowie einige *Colura*-Arten. Die drei ersten stehen heute bei *Leptolejeunea*. Den ältesten Rang beansprucht also die an erster Stelle stehende *Lejeunea vitrea* NEES.

#### 1. *Leptolejeunea vitrea* (NEES) St. (Fig. 2).

Leider weiß heute wohl niemand, was er unter *L. vitrea* zu verstehen hat. Daran sind aber nur verschiedene Konfusionen der späteren Zeit schuld, an denen — die Feststellung ist bedauerlich — hauptsächlich STEPHANI beteiligt ist. Z. B. erhielt ich aus dem Herbar Stephani als „*Leptolejeunea vitrea* (vera!)“ Pflanzen vom Sattelberg, Neu-Guinea, leg. Nyman 1911, die sich als ♂ Exemplare von *Drepanolejeunea Blumei* St. herausstellten.

Wenn wir uns an die Synopsis Hepaticarum halten, so waren dem Autor von dieser Art bereits mehrere Fundorte bekannt. Ob die hier angeführten Pflanzen wirklich alle zusammengehören, scheint mir zunächst von geringerer Wichtigkeit als die Frage 1) ob wir eine derselben wirklich gut mit der Originaldiagnose identifizieren und 2) ob wir für die abweichende Beschreibung STEPHANIS eine Erklärung geben können.

Den ersten Punkt scheint mir schon SCHIFFNER in einer seiner mir vorliegenden Handzeichnungen bereinigt zu haben. Er bildet nämlich das eine der „Originale“ „in insula Manila ad folia Acrostichi“ (s. Synopsis!) ab und bezeichnet es als „*Leptolejeunea Stephanii* Schiffn. = *Lejeunea vitrea* Syn. Hep. p. p. = *Leptolejeunea corynephora* St.“ Die sehr gute, hier wiedergegebene Abbildung (Abb. 2) zeigt deutlich, daß *L. vitrea* Syn. Hep. tatsächlich die gleiche Pflanze ist, die STEPHANI als *L. corynephora* beschrieben hat. Hätte SCHIFFNER seinen Befund publiziert, so wäre schon damals wenigstens Punkt 1 geklärt gewesen. SCHIFFNER scheint aber, wie sein „p. p.“ hinter *L. vitrea* und der unterstrichene Name „*corynephora*“ beweist, vor einer solchen Schlußfolgerung der einfachen Synonymisierung zurückgescheut zu

sein und es für möglich gehalten zu haben, daß unter den der Synopsis bekannten Pflanzen noch eine andere Art gelegen habe, die dann die echte *L. vitrea* gewesen wäre, wie sie STEPHANI später faßte und abbildete. Ihm kam es offenbar nur auf die Identifizierung mit *L. corynephora* St. an. Eine Ausdeutung der sehr sorgfältigen und korrekten Beschreibung in der Synopsis hätte allerdings schon die Sicherheit geben müssen, daß gerade die Manilapflanze durchaus der Originaldiagnose von NEES entspricht, d. h. also, daß sie ohne Zweifel als Typus von *L. vitrea* (NEES) anzusehen ist. Ich hole das Versäumte hier nach.



Abb. 2. *Leptolejeunea vitrea* (Nees), Original! Copie einer Federzeichnung von V. SCHIFFNER, 1892. Abschrift des Textes: „*Leptolejeunea Stephanii* Schiffn. = *Lej. vitrea* Syn. Hep. p. p. = *Lepto-Lej. corynephora* Steph. — Manila: Auf einem Blatt von *Acrostichum* n. sp. mit *Colurolejeunea corynephora* gemeinsam, lgt. Meyen.“

a 2 St.stücke, ca. 24/1, b Zahn des B.randes, ca. 220/1, c Involucrum, ca. 28/1, d Involucralabschnitte, ca. 28/1, e Perianth, ca. 28/1.

Schon die Unterbringung der *Lejeunea vitrea* in einer besonderen Gruppe der „*Aberrantes*“, die durch die Form der Amphigastrien charakterisiert wird, zeigt, daß es sich um eine echte *Leptolejeunea* gehandelt haben muß. Die STEPHANISCHE Beschreibung aber, die die Zipfel der Amphigastrien als „lanceolat“ bezeichnet, könnte keinen Anspruch darauf begründen, die beschriebene Art in eine Gruppe „*Aberrantes*“ unterzubringen, da diese Ausbildung bei Lejeuneen sehr häufig ist und im Gegenteil gerade im Kreis der *Lepto-* und *Drepanolejeunea* etwas Außergewöhnliches darstellen würde. Ferner bezeichnet NEES die Blätter seiner Pflanze als „elliptico-obovatis“, das Zellnetz wird als auffallend locker und durchsichtig „albo-fuscove-hyalina, pellucida“ und „retis maculae amplae, regulares, sexangulares“ angegeben, die Zähnung der Blätter als „muricato-denticulatis“, ferner „marginé

denticulis inaequalibus pyramidalibus muricato“ und „series autem marginalis cellularum angustiorum folium veluti limbo cingit, ex quo murices illae marginis enascuntur“ geschildert, was wiederum sehr gut zu *L. corynephora* St. (non NEES!) paßt und doch zugleich die Diagnose für *L. vitrea* Nees war.

Dies alles aber blieb einstweilen unberücksichtigt, und namentlich ZWICKEL<sup>(19)</sup>, der auf ganz andrem Weg, bei seinen Ocellenstudien, auf diese Frage gestoßen war, mußte sie deshalb von einem andern Blickpunkt her betrachten. Für ihn gab es ja noch gar nicht die Frage, ob *L. vitrea* und *corynephora* identisch seien, da *L. vitrea* nach der Beschreibung STEPHANIS sowohl für ihn wie für alle Hepaticologen wegen ihrer angeblich zahlreichen zerstreuten Ocellen und der Amphigastrienform gar nicht in Betracht kam. Er hatte lediglich Pflanzen vor sich, die von mir — durchaus korrekt — als *L. corynephora* St. bestimmt worden waren. ZWICKELS Korrektur bezog sich lediglich auf die Namengebung, und zwar deshalb, weil ja — wie aus der Literatur ersichtlich — STEPHANIS Übertragung der *Lejeunea corynephora* auf eine *Leptolejeunea* einer Verwechslung (oder vielleicht einer Konfusion) entsprungen war. Denn STEPHANI hatte ja an anderer Stelle ganz richtig die *Lejeunea corynephora* der Synopsis als *Colura corynephora* beschrieben. ZWICKEL gab also der oben erwähnten *Leptolejeunea corynephora* St. nur den neuen Namen *L. anophthalma*, um hiermit das vermeintliche Differentialmerkmal gegenüber den andern *Leptolejeuneen* hervorzuheben. In Wirklichkeit aber (und im Gegensatz zu der Beschreibung von STEPHANI) besitzt *L. corynephora* St. einen, freilich oft schwer erkennbaren, Basalocellus. ZWICKEL hat also unglücklicherweise gerade eine unzutreffende oder auch richtige, aber zufällige, Beobachtung für seine Unterscheidung und Namengebung verwendet und dadurch das Nächstliegende, nämlich die Identifizierung meiner Borneopflanze mit *L. spathulifolia* St. (*L. vitrea* kam ja nach dem Stand der Dinge noch gar nicht in Betracht!) verfehlt, und zwar nur deswegen, weil *L. spathulifolia* einen deutlichen Basalocellus besitzt und daher ZWICKEL als verschieden von seiner *L. anophthalma* erscheinen mußte. Da sich nun durch die Vergleichung umfangreichen Materials die Identität der *L. spathulifolia* St. mit *L. corynephora* St. ergab, anderseits oben der Nachweis geliefert wurde, daß *L. corynephora* St. identisch mit dem Original von *L. vitrea* ist, so ergibt sich nunmehr unter Hinzufügung von *Drepanolejeunea quinquerradiata* Goeb., die ebenfalls mit „*L. corynephora*“ gleichzusetzen ist, die Synonymik: *Leptolejeunea vitrea* (Nees) St. = *Lejeunea vitrea* Nees, Syn. Hep. = *Leptolejeunea corynephora* St. (non Nees!) = *Leptolejeunea spathulifolia* St. = *Drepanolejeunea quinquerradiata* Goeb. = *Leptolejeunea anophthalma* Zwickel (Abb. 3 und 4).

Nun bleibt nur noch, gewissermaßen zur Sicherung des gewonnenen Urteils, zu klären, wie STEPHANI denn zu der unzutreffenden Beschreibung seiner *L. vitrea* gekommen ist, oder — anders ausgedrückt — ob nicht doch vielleicht die Java pflanze von *L. vitrea* der Beschreibung STEPHANIS entspricht. Ich glaube, durch Vergleichung der STEPHANISchen Handzeichnungen in seinen Icons mit den Species Hepaticarum zu einem befriedigenden Ergebnis zu gelangen. Die Abbildung STEPHANIS, die mit „*L. vitrea*, Java, leg. Blume“ beschriftet ist, zeigt nämlich eine so charakteristische Amphigastrienform, daß sie mit keiner anderen *Leptolejeunea* verwechselt werden könnte. Statt des für *Leptolejeunea* charakteristischen breiten Discus mit weit gespreizten, schmal pfriemlichen Zipfeln sehen wir nämlich eine breite Keilform mit unter etwa 45° divergierenden lanzettlichen Lappen und etwa rechtwinkligem Einschnitt. Genau die gleichen Amphigastrien finden wir bei *Drepanolejeunea Blumei* St. Und vergleichen wir nun STEPHANIS Handzeichnung der *Drepanolejeunea Blumei*

mit der von *L. vitrea*, so ähneln sich auch in ihnen die Amphigastrien wie ein Ei dem andern. Ein Hinweis darauf, daß es sich um ein solches Durcheinanderwerfen handelt, mag in der Übereinstimmung der Angaben über Fundort und Sammler (in beiden Fällen „Java“ und „Blume“) gesehen werden. Ich folgere daraus, daß STEPHANI durch eine bedauerliche Flüchtigkeit bei der Untersuchung des BLUMESchen Originals statt der echten *L. vitrea*, die wohl auch darin enthalten gewesen sein mag, etwas verschieden entwickelte Exemplare einer vielleicht reichlich begemischten

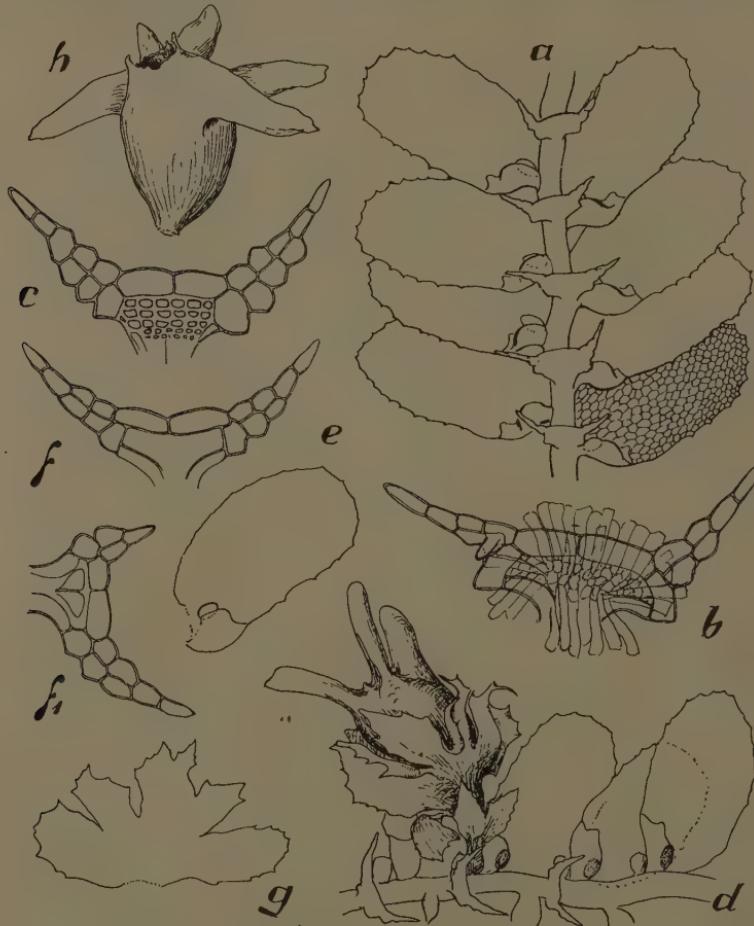


Abb. 3. *Leptolejeunea vitrea* (Nees).

a Stengelstück, ca. 35/1, b St. amphigastrium, ca. 130/1, c St. amphigastrium (leg. Schäfer), ca. 130/1, d–h (*L. quinqueradiata* Goeb.), d St.stück mit Perianth, ca. 35/1, e St.blatt, ca. 35/1, f und f<sub>1</sub> St. und Zweigamphigastrium, ca. 130/1, g Involucrum entfaltet, ca. 35/1, h Perianth, ca. 35/1.

*Drepanolejeunea Blumei* vor sich hatte, ohne es zu merken (!), und diese als 2 verschiedene Arten beschrieb und abbildete. Daher die verfehlte Beschreibung und Abbildung von *L. vitrea*! Daher auch die Bezeichnung „*Leptolejeunea vitrea* (vera!)“ für eine unzweifelhafte *Drepanolejeunea Blumei* St. im Herbar Stephani! Die geringen Unterschiede in Blattform und Randzähnung liegen innerhalb der Variationsbreite von *Dr. Blumei*. Die Ocellen auf der Abbildung von *L. vitrea* jedenfalls sprechen dafür, daß nur *D. Blumei* vorgelegen haben kann, obwohl gerade auf dem Bild von *D. Blumei* die Ocellen weggelassen sind. STEPHANI hat aber die Ocellen häufig übersehen. Im Fall der vermeintlichen *L. vitrea* waren sie offenbar besonders deutlich, während sie ihm bei der sonst typischen *Dr. Blumei* (\*) gerade entgingen. Im einzelnen kann natürlich nicht mehr festgestellt werden, wie diese

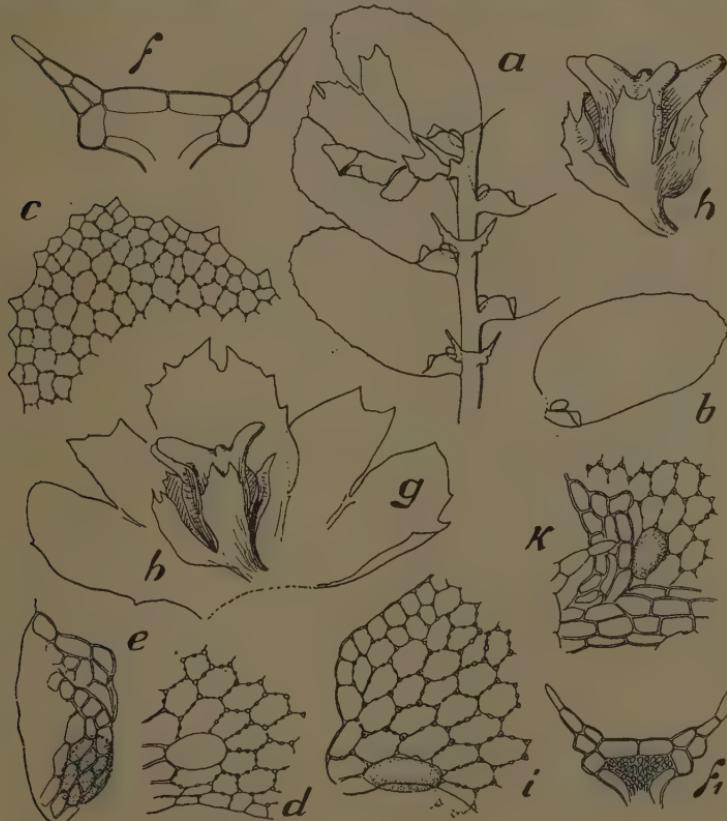


Abb. 4. *Leptolejeunea vitrea* (Nees).

a–h (*L. spathulifolia*, Polillo): a Stengelstück, ca. 35/1, b St. Blatt, ca. 35/1,  
c Bspitze, ca. 130/1, d Zellen der B.basis mit Ocellus, ca. 130/1, e Lobulus,  
ca. 130/1, f und f<sub>1</sub> Stengel- und Astamphigastrium, ca. 130/1, g entfaltetes Invo-  
lucrum, ca. 70/1, h 2 Perianthe, ca. 35/1, i–k (als *Drep. quinqueradiata* Goeb.),  
i B.basis mit Dorsalrand, ca. 130/1, k B.basis mit Lobulus, ca. 130/1.

Vermengung zweier Arten bei STEPHANI zustande kam. Vielleicht ist STEPHANIS Irrtum dadurch zu entschuldigen, daß er eine Stelle des Textes in der Originaldiagnose der Synopsis falsch auslegte. Es handelt sich um den Ausdruck „retis maculae ampliae“, die er wohl auf die zwar bei *Drepanolejeunea Blumei*, aber nicht bei *L. vitrea* vorhandenen, über die Blattfläche zerstreuten Ocellen bezog. Wenn man aber die Beschreibungen der Autoren in der Synopsis vergleicht, so bemerkt man, daß sie mit „maculae“ schlechthin nicht Ocellen meinen, sondern einfach die Lumina des Zellnetzes. Infolgedessen sind die „retis maculae ampliae“ der *L. vitrea* lediglich als lockeres Zellnetz zu verstehen. Bei Arten mit differenzierten Ocellen drücken sie sich (z. B. bei *L. squamata*) folgendermaßen aus „maculis retis majoribus rotundatis perforatis“ oder (bei *Neurolejeunea catenulata*) „retis foliorum maculae parvae“ (das sind die gewöhnlichen Blattzellen!) . . . „series macularum oblongarum reliquis majorum . . . nervulum pellucidum fingens“.

Daß STEPHANI die beiden Arten auch später noch verwechselte, geht daraus hervor, daß er typische Exemplare von *Drepanolejeunea Blumei* vom Sattelberg, Neu Guinea, leg. Nyman 1911, wie oben erwähnt, mit „*L. vitrea* (vera!)“ bezeichnete.

Wir dürfen also die — abgesehen vom Basalocellus — korrekte Beschreibung STEPHANIS von *L. corymephora* ohne weiteres auf *L. vitrea* übertragen. Die Beschreibung STEPHANIS für *L. vitrea* ist dagegen zu streichen.

Was das Merkmal des Basalocellus betrifft, so ist zur Rechtfertigung STEPHANIS und der ihm folgenden Hepaticologen zu bemerken, daß er oft, weil gelegentlich zurückgebildet, recht undeutlich zu erkennen ist und dann überhaupt zu fehlen scheint. Bei solchen Blättern ist an Stelle des Basalocellus eine zwar größere Zelle, aber mit knotig verdickten Wänden, anzutreffen, was der Struktur von typisch ausgebildeten Ocellen widerspricht. Bei genauerem Zusehen findet man aber meist am gleichen Individuum auch Blätter, die einen deutlichen Ocellus führen. Ich habe allerdings aus Borneo auch Exemplare gesehen, bei denen diese Rückbildung des Basalocellus, bei sonst völliger Übereinstimmung mit typischer *L. vitrea*, anscheinend zur Norm geworden ist. Ob es sich hier um eine Lokalrasse handelt, ist natürlich nach Herbarstudien nicht zu entscheiden. Ich führe diese Pflanzen unter ZWICKELS Namen als eigene *fo. anophthalma*.

Als charakteristisch für *L. vitrea* sind also zu betrachten: 1. die relative Größe der Pflanzen, 2. ihre oblong-ovaten Blätter mit stumpfen Spitzen und gleichmäßig leicht gezähntem Rand, 3. der Besitz eines Basalocellus, der allerdings bei manchen Formen (*fo. anophthalma*) zurückgebildet sein kann, und das Fehlen weiterer Ocellen, 4. die kräftigen Amphigastrien mit am Hinterrand meist etwas gebuchten Zipfeln, 5. die stark gezähnten Involucralabschnitte und schließlich 6. die auffallend lang gehörnten Perianthien mit fast horizontal abgespreizten Hörnern (Fig. 5).

**Leptolejeunea vitrea** (Nees) St. ist in der Indomalaya weit verbreitet. Ich habe sie von folgenden Fundorten gesehen:

Malakka: Johore, Koatah Tingih, 150 m (Verdoorn), Singapore (Holtum).

Sumatra: Sibajak (Fleischer), Sibolga, Tapiannveli (Endert, *fo. anophthalma*),

Brastagi (Goebel, als *Drep. quinqueradiata*), Lebong Tandai (Schäfer), Tanang Taloe, 100 m (Bünнемeyer, *fo. spinicornua*), Prapat (Renner).

West-Java: Salak, 1000 m (Schiffner), Tjibitoe s. Bandoeng, 1400 m (Veldhuis 1929), Res. Bantan, G. Kendang, Nirmala (C. K. Backer), Tjibodas, 1400—1650 m (Verdoorn), G. Patoeha, 2000—2400 m (Verdoorn), G. Mandala-wangi, 1200 m (Verdoorn).

Mittel-Java: G. Slamat, Batoe Raden, 900—1250 m (Verdoorn).

„Java“: loco incerto (Blume).

West-Borneo: Nanga Serawai, ca. 80 m (H. Winkler, no. 3012 a/b, als *L. anophthalma* Zwickel), Amai Ambit (Hallier), Long Temelén (F. K. Endert, *fo. anophthalma* Zw.), Andjongan (E. Polak, *fo. anophthalma* Zw.).

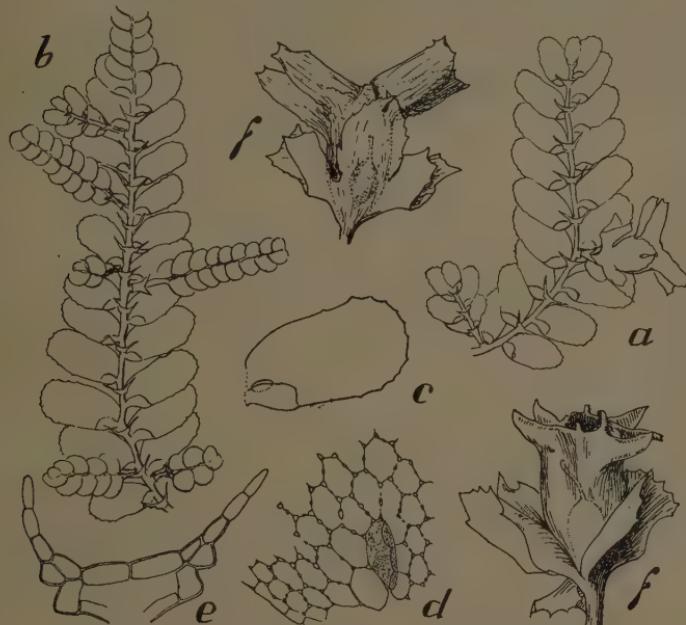


Abb. 5. *Leptolejeunea vitrea* (Nees) fo. *spinicornua*.

a ♀ Pflanze, ca. 20/1, b ♂ Pflanze, ca. 20/1, c Blatt, ca. 35/1, d Basales Zellnetz, ca. 130/1, e Amphigastrium, ca. 130/1, f 2 Perianthe, ca. 35/1.

Nord-Borneo (Richards).

Philippinen: Polillo (McGregor 1919, als *L. spathulifolia*), Paete, Hills Jack (C. J. Baker). — „in insula Manila ad folia Acrostichi“ (Synopsis Hepaticarum, Typus!).

Molukken: Batjan, Mte Sibella (Warburg).

Anm. In der Synopsis wird eine var.  $\beta$  *mutica* genannt, deren Charakterisierung mir aber kaum zur Aufstellung einer Varietät auszureichen scheint. Ich habe die Pflanzen nicht gesehen. Als Fundorte werden angegeben: „in Davallia heterophylla ex Ualan, in Asplenio eroso e Guaham insula (Dr. Mertens in Hb. Petropol.)“.

2. *Leptolejeunea borneensis* HERZ. n. sp. (Abb. 6).

Dioica; inter majores generis, habitu quodam *L. Schiffneri*, laxe caespitosa vel gregaria, brunnea, foliicola. Caulis ad 10 mm longus, laxe longeque ramosus, arcte repens, rhizoidibus e disco enascentibus affixus. Folia caulina sicca sursum conniventia, humida laxe expansa nunquam appressa, contigua vel parum imbricata, oblique patentia, adulta

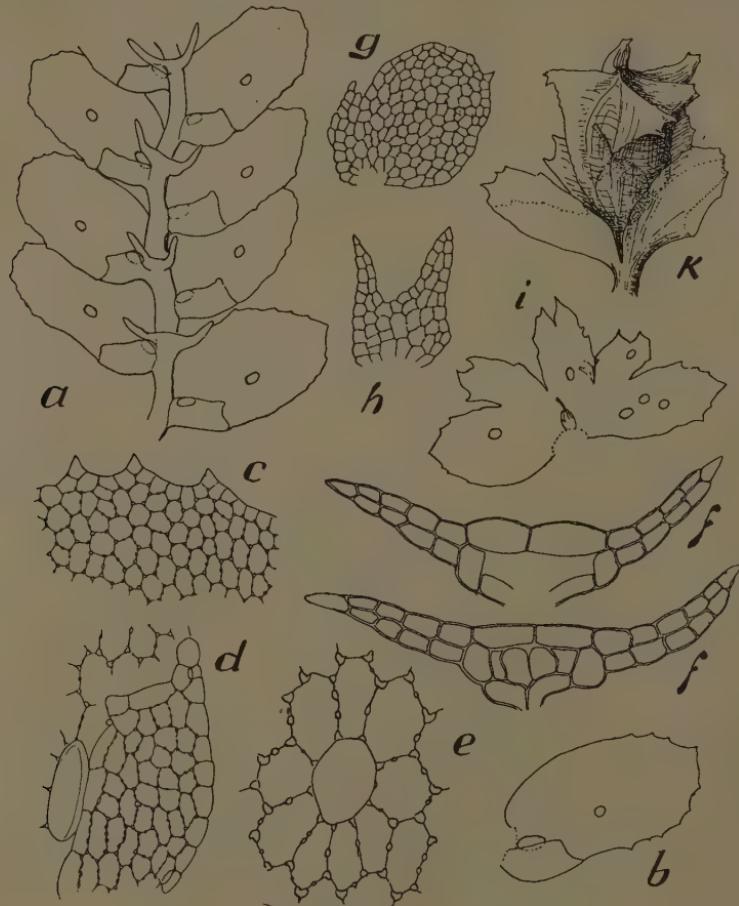


Abb. 6. *Leptolejeunea borneensis* Herz. n. sp.

a Stengelstück, ca. 35/1, b Blatt, ca. 35/1, c Oberer Blattrand, ca. 130/1, d Lobulus, ca. 130/1, e Medianer Ocellus, ca. 260/1, f 2 Amphigastrien, ca. 130/1, g Subfloralblatt, ca. 70/1, h Subfloralamphigastrium, ca. 70/1, i Involucrum, ca. 35/1, k Perianth, ca. 35/1.

(infima) 1 mm longa, 0,5 mm lata, subsymmetrica, late oblonga, marginibus lateralibus subparallelis, late acutata, superne remote serrata, superiora sensim breviora et pro longitudine latiora, late subelliptica, subacuta vel obtusa, similiter denticulata vel subintegerrima, cellulis apicalibus  $22 \times 27 \mu$ , mediis et basalibus  $27 \times 36$ — $45 \mu$ , trigonis in angulis et medio parietum nodulosis, ocello basali ca.  $60 \mu$  longo,  $35 \mu$  lato, ocello mediano minore,  $30 \times 40 \mu$  metiente, rarissime altero tertio accedente; lobulus folio subquadruplo brevior, ovato-oblongus, apice angustatus, basi inflatus, recte truncatus, angulo obtuso, carina horizontaliter patente, parum arcuata, subrecte in folii marginem exeunte. Amphigastria caulina majuscula, disco basali subrectangulato, caulis latitudinem duplo superante, cellulis marginalibus distinctis, angulis lacinia robusta late patente vel divaricata armatis, laciiniis ca. 5 cellulas longis, ultra medium (interdum 4 paria) 2 cellulas latis integerrimis; ramea minora, disco minus evoluto et parum angulato, laciiniis oblique patulis, brevioribus.—Involucralia cum amphigastriō sat alte connata, ut et amphigastrium serrata, lobulis canaliculatim concavis. Perianthia ca. 0,8 mm longa, 0,4 mm lata, e basi ovata sursum sinuato-dilatata, 5-cornuta, cornubus (dorsali parum evoluto) quam in *L. vitrea* brevioribus, paulum supra rostrum ascendentibus, angustato-acutatis, sub-compressis, apice spinulosis vel truncatis et breviter fissis, rostro valido, breviter pyramidali, truncato.—Androecia breviter stipitata, robustiuscula, bracteolis ad 8-jugis, diandris, amphigastriis—basali unico excepto—nullis.

Nord-Borneo: Mt. Kinabalu, Tenompok, 5000—7000' (CLEMENS, 1931/32, Typus!).

Ost-Sumatra: Dollok Baroes, 1700—1950 m (Verdoorn 1930).

Ich möchte *L. borneensis* als Kleinart an *L. vitrea*, der sie ganz unzweifelhaft sehr nahe steht, anschließen. Doch sprechen nicht nur die Ocellenverhältnisse, sondern auch die anders gestalteten Amphigastrien, wie auch die Form des Perianthes für eine Abtrennung. Die

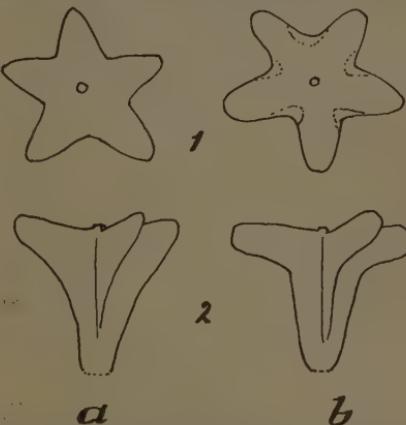


Abb. 7. Perianthschemata für *L. borneensis* (a) und *L. vitrea* (b). 1 von oben, 2 von der Seite.

bei *L. vitrea* wohl immer nachzuweisende Neigung des Amphigastriens-hinterrandes zur Zackung fehlt bei der Borneoart trotz der Zweireihigkeit der Zipfelzellen völlig. Dem entspricht auch eine weniger deutliche Absetzung des Basaldiskus. Die Zipfel selbst sind aus 3 bis 5 Zellpaaren aufgebaut und enden in einer einzelnen (sehr selten 2) spitzen Zelle, während bei *L. vitrea* die 2 Zellen breite Basis kurzer (2–3 Paare), die Spitze länger (2 aneinander gereihte Zellen) zu sein pflegt. Das Perianth der *L. borneensis* kommt in der Größe und starken Ausbildung der Hörner zwar nahe an *L. vitrea* heran, doch sind die Hörner kürzer, weniger deutlich abgesetzt, etwas mehr aufgerichtet, meist spitz zulaufend, ein Unterschied, der mehr in der Seitenansicht auffällt, während von oben wegen der Einfaltung zwischen den Perianthkielen fast die gleiche Sternfigur wie bei *L. vitrea* entsteht.

Die von mir als *fo. spinicornua* bezeichnete Malaccapflanze von *L. vitrea* hält in der Perianthform etwa die Mitte zwischen den beiden Typen.

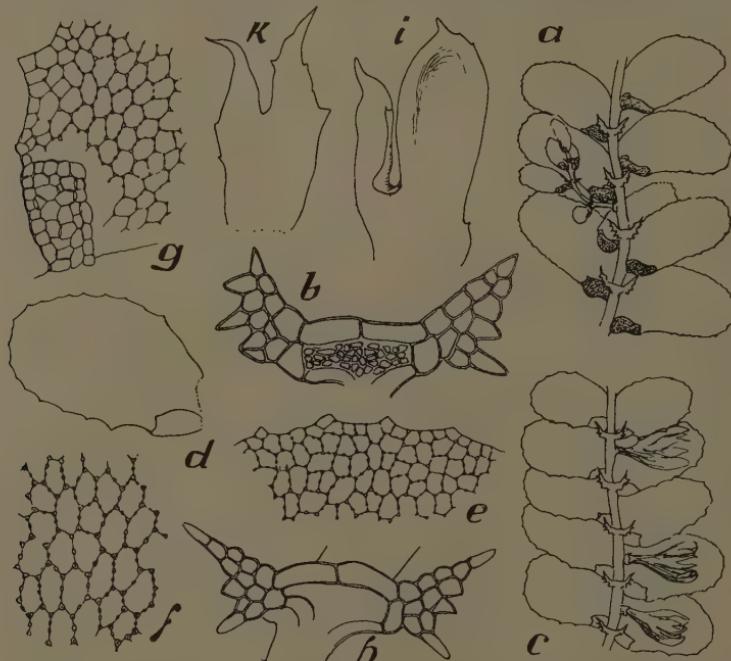


Abb. 8. *Leptolejeunea dentistipula* St.  
a—b (Typus!): a Stengelstück, ca. 20/1, b Amphigastrium, ca. 130/1, c—k (leg. Winkler, Borneo): c St.stück, ca. 20/1, d Blatt, ca. 35/1, e Oberer Blattrand, ca. 130/1, f Basales Zellnetz, ca. 130/1, g Lobulus, ca. 130/1, h Amphigastrium, ca. 130/1, i Floralblatt, ca. 70/1, k Floralampigastrium, ca. 70/1.

Wegen ihres konstant auftretenden Medianocellus und der meist deutlichen Zuspitzung ihrer Blätter möchte ich unsre Borneopflanze nicht als Varietät bei *L. vitrea* einreihen. Auf alle Fälle aber scheinen mir die 4 Arten *L. vitrea*, *borneensis*, *grossidens* und *dentistipula* in eine natürliche Gruppe zusammen zu gehören, wofür neben der Ähnlichkeit im Blattzellnetz und den Amphigastriumformen hauptsächlich die stark entwickelten Perianthhörner bei 3 der Arten sprechen. Für die bisher nur steril bekannte *L. grossidens* darf man wohl eine ganz ähnliche Perianthform voraussagen.

### 3. *Leptolejeunea dentistipula* St.

(Abb. 8 und 9).

Gleichfalls in die engere Verwandtschaft von *L. vitrea* gehörig, zeigt diese Art ihren systematischen Anschluß besonders in der schon bei *L. vitrea* vorgebildeten, zum mindesten angedeuteten Zähnung des Hinterrandes der Amphigastrienzipfel, nur daß die Zähne hier oft mehrzellig werden und aus den am Grund bis 4 Zellen breiten Zipfelspreiten zackig vorspringen, so daß die Amphigastrien zuweilen — besonders im unentfalteten Stadium — ein fast sternförmiges Aussehen erhalten. Die Blattform und Struktur ist fast dieselbe wie bei *L. vitrea*, doch scheint ein Ocellus niemals ausgebildet zu werden. Sollte sich diese Konstanz auch weiterhin bestätigen, so wäre *L. dentistipula* die einzige (indomalayische) Art der Gattung ohne Ocellen. Perianthe waren bisher nicht bekannt. Da ich solche an den Borneopflanzen gefunden habe, kann ich hier ihre Beschreibung nachliefern: Perianthia 0,8 mm longa, inter cornuum apices 0,8 mm lata, e basi ovoidea optime 5-cornuta, cornubus oblique ascendebatibus, a latere ligulato-compressis, apice rotundato-obtusis ibique ut et carinis laxe spinulosis, optime definitis, ca. 0,3 mm longis, 0,12 mm latis, rostro brevissimo.

*Britisch Neuguinea*: Typus! (leg. Micholitz).

*West-Borneo*: Sungai Obat, 100 m, Bukit Tilung (H. Winkler).

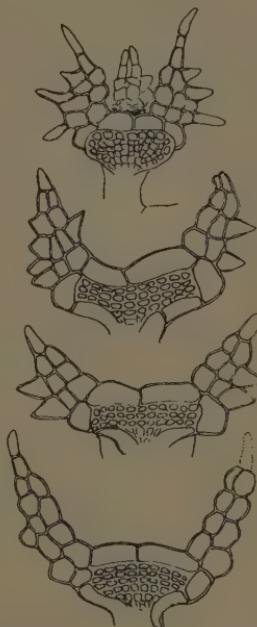


Abb. 9. *Leptolejeunea dentistipula* St.

4 Amphigastrien in fortschreitender Entwicklung, ca. 130/1.

**4. *Leptolejeunea grossidens* St. (Abb. 10).**

Diese bisher nur aus Deutsch-Neuguinea bekannt gewordene Art gehört wohl unmittelbar in die Nähe von *L. vitrea*, unterscheidet sich aber durch den spitzen Zuschnitt ihrer Blätter und deren weit gröbere Randzähnung. Der große Basalocellus stimmt ganz mit dem von *L. vitrea* überein. Die Amphigastrien sind hier schmalzipfliger als bei *L. vitrea*, auch an der Basis der Zipfel immer nur 1 Zelle breit. Dieselben schlankeren Proportionen machen sich auch in den Abschnitten des Involucrums geltend. Perianthien sind bisher nicht beobachtet worden. Obwohl demnach *L. grossidens* nur unvollkommen bekannt ist, scheint es sich doch um eine gute Art zu handeln, da sie nach Blattgröße, Zellnetz und Ocellenbildung nur mit *L. vitrea* vergleichbar ist, diese aber eine sehr konstante Blattform, namentlich stets eine breite, stumpfe Blattspitze hat und in der Ausbildung ihrer Randzähne stark hinter *L. grossidens* zurückbleibt.

Neuguinea: Sattelberg, leg. Nyman (Typus! ex herb. Verdoorn).

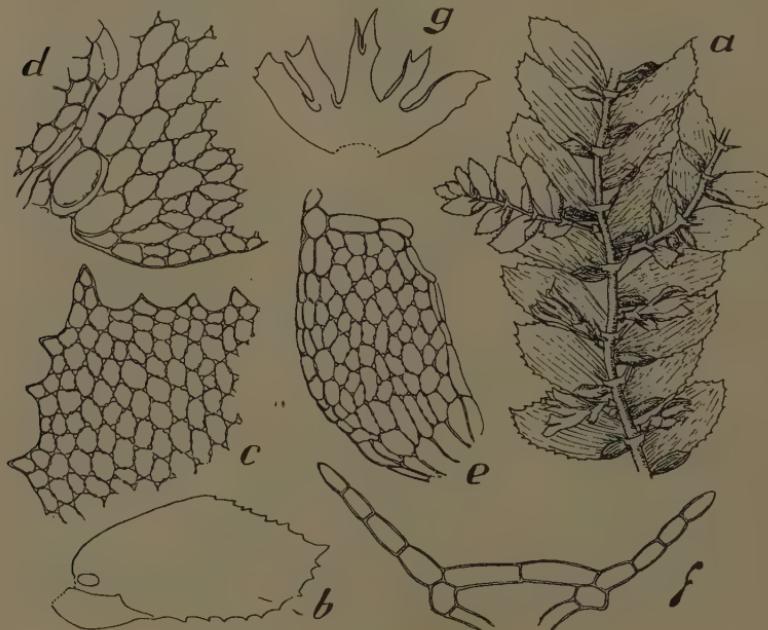


Abb. 10. *Leptolejeunea grossidens* St. (Typus!).

a Stengelstück, ca. 20/1, b Blatt, ca. 35/1, c Blattspitze, ca. 130/1, d Blattbasis, ca. 130/1, e Lobulus, ca. 130/1, f Amphigastrium, ca. 130/1, g Involucrum, ca. 35/1.

5. *Leptolejeunea Schiffneri* St. (Abb. 11—13)Syn. *Drepanolejeunea Karstenii* St.<sup>1</sup>.

Dies ist wohl die häufigste und in ihren typischen Formen auch am leichtesten zu erkennende Art der Gattung in der Indomalaya. Sie wird stets charakterisiert durch die in der organischen Mittellinie des Blattes (dem Ventralrand genähert!) in regelmäßigen Abständen aufeinanderfolgenden 4—5 deutlichen Ocellen und die mehr oder weniger deutlich gesägten Blattränder, ferner durch verhältnismäßig große, aber schmal- und langzipflige Amphigastrien mit meist schief

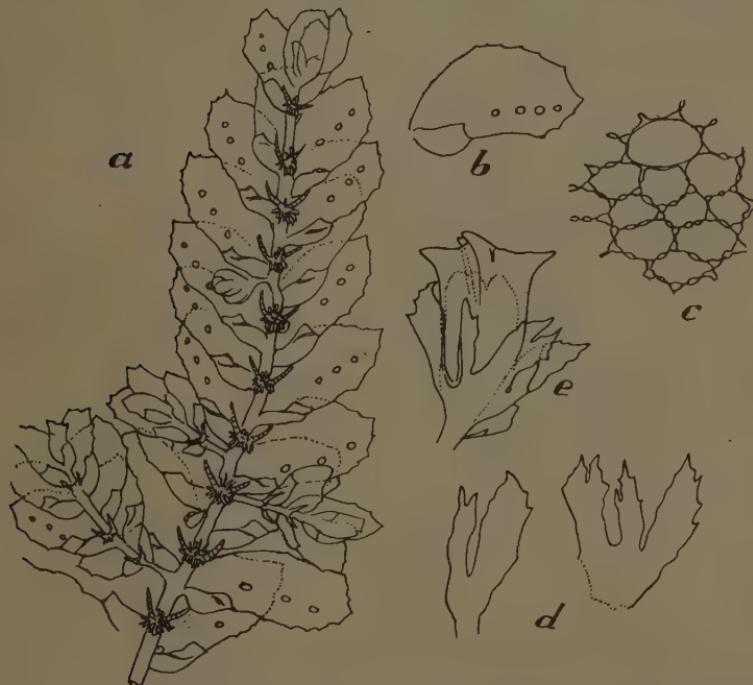


Abb. 11. *Leptolejeunea Schiffneri* St. (Original!). Copie einer Federzeichnung von V. SCHIFFNER, 1892. Abschrift des Textes: „*Leptolejeunea Schiffneri* St. Java, Prov. Preanger, auf verschiedenen Blättern, lgt. Dr. O. WARBURG.“ a Habitus, ca. 24/1, b St. blatt, ca. 24/1, c Zellnetz mit Ocellus, ca. 220/1, d Involuteralabschnitte, ca. 28/1, e Perianth, ca. 28/1.

1) Von der Identität der *Drepanolejeunea Karstenii* St. mit *L. Schiffneri* konnte ich mich durch Untersuchung des Originals aus dem Herbar Verdoorn (no. 11188, leg. Karsten, Java) überzeugen. Es handelt sich um ganz normale ♂ Exemplare von *L. Schiffneri*, die STEPHANI völlig verkannt hat.

abstehenden bis aufgerichteten Zipfeln und die sehr kurz gehörnten Perianthien. Der Zuschnitt der Blätter kann schmäler oder breiter sein und der Habitus dadurch beträchtlich verändert werden. Es ist aber unmöglich, irgendwo scharf umgrenzte Formen abzutrennen. Lediglich aus praktischen Gründen habe ich im Herbar eine *fo. angustifolia* und eine *fo. latifolia* unterschieden. Die erstere entspricht dabei dem von STEPHANI beschriebenen und abgebildeten Typus, während die

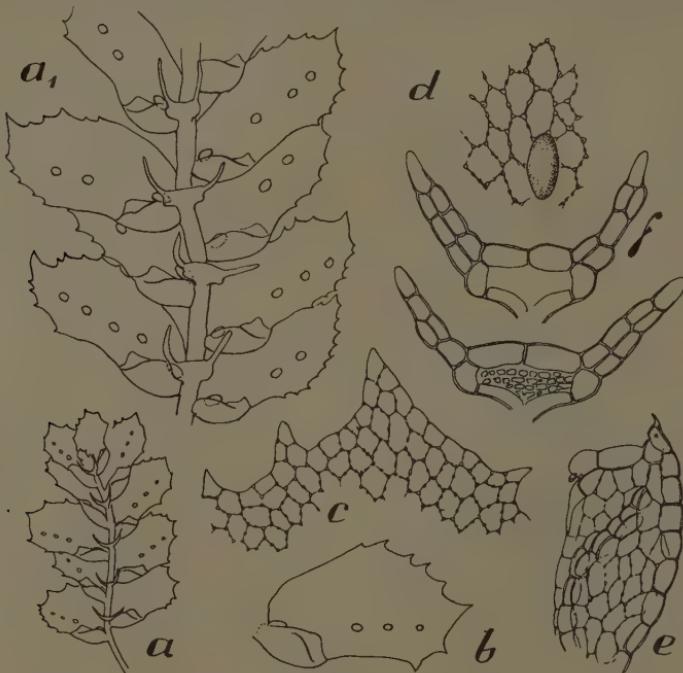


Abb. 12. *Leptolejeunea Schiffneri* St., fo. *inciso-dentata*.  
a St.stück, ca. 35/1, a<sub>1</sub>, ca. 20/1, b Blatt, ca. 35/1, c Blattspitze, ca. 130/1, d Basalocellus, ca. 130/1, e Lobulus, ca. 130/1, f 2 Amphigastrien, ca. 130/1.

beigefügte Kopie einer Handzeichnung von V. SCHIFFNER (vom Typus der Art stammend!) mehr der *fo. latifolia* entspricht (Abb. 11). Gelegentlich gibt es sogar Blattformen, die nahe an jene von *L. vitrea* herankommen. Immer aber ist der Ocellentypus gewahrt, so daß auch bei diesen im sterilen Zustand keine Verwechslung möglich ist. — Eine ganz leicht s-förmige Schweifung der Blattränder ist bei *L. Schiffneri* — allerdings viel schwächer als bei *L. foliicola* — fast immer zu beobachten.

Sie trifft im besonders hohem Maße zu bei der von mir unterschiedenen extremen *fo. inciso-dentata*, die man aber trotz ihrer durch die grobe Zähnung etwas abweichenden Erscheinung kaum als eigene Varietät wird abtrennen können. Bei dieser weit verbreiteten Art kann ja ein starker Polymorphismus nicht besonders überraschen. Aus Johore besitze ich Exemplare, die sich durch ganz dunkle Ocellen zunächst auffällig unterscheiden, doch dürfte es sich hier nur um eine nachträgliche Farbänderung unbekannter Ursache handeln, da die ganze Pflanze in ihren Zellmembranen tief kaffeebraun gefärbt ist.

Mehr als die bisher erwähnten Formen eignen sich andere von durchwegs schlankerem Wuchs mit kleinen, schmäleren und fast ganz-

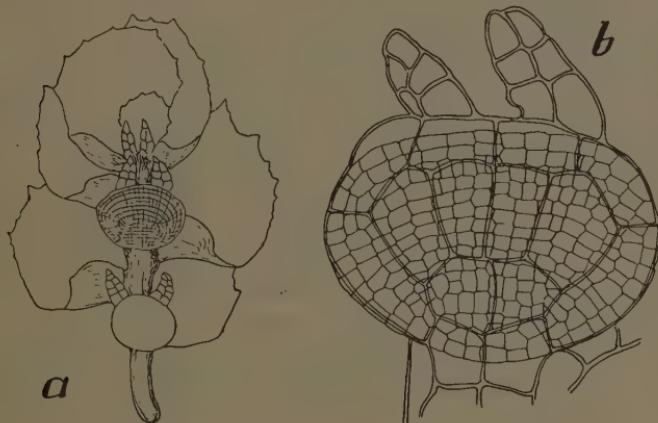


Abb. 13. *Leptolejeunea Schiffneri* St.

a Brutästchen, ca. 70/1, b Amphigastrium eines Brutästchens mit Haftscheibe,  
ca. 260/1.

randigen Blättern zur Abtrennung als eigene Varietät. Vielleicht sind diese identisch mit der bisher nur aus Ozeanien beschriebenen *L. lancifolia* St. Da mir aber die letztere nur in Exemplaren mit sehr stark geschrumpften Blättern bekannt ist und diese kein sicheres Urteil erlauben, möchte ich mich einstweilen nicht für die Identität der beiden einsetzen, sondern ziehe es vor, die gerade in der westlichen Indomalaya häufigen Formen mit schmäleren, fast ganzrandigen Blättern als *var. subintegerrima* Herz. bei *L. Schiffneri* unterzubringen. Sollte sich ihre Zugehörigkeit zu *L. lancifolia* später erweisen, so müßte der Name natürlich in „*var. lancifolia*“ umgeändert werden. Die Selbständigkeit dieser Art ist mir nämlich nach dem, was ich von ihr

gesehen habe, noch recht zweifelhaft. Bei *L. Schiffneri var. subintegerrima* scheint mir bezeichnend, daß das *Schiffneri*-Merkmal der starken Randzähnung wieder im Involucrum zum Vorschein kommt, während es bei den Laubblättern fast völlig unterdrückt ist.

Diese Art scheint durch die ganze Indomalaya verbreitet und — nach den zahlreichen Aufsammlungen zu schließen — besonders in den feuchten Bergwäldern Javas ganz gemein zu sein. Die zahlreichen von mir untersuchten Exemplare gliedern sich nach Formen und Fundorten wie folgt:

*a. var. genuina* Herz.

*fo. latifolia* und *angustifolia* Herz.

Andamanen: leg. Man.

Malakka: Johore (Fleischer).

Sumatra: mm. Sibajak, Dg. Singkoet, 1300—1600 m, Dollok Baroes, 1700 bis 1900 m (Verdoorn). Singalang, 1400—1600 m (Schiffner), Prapat (Renner).

West-Java: Prabakti (Zollinger), Prov. Preanger, ohne nähere Fundortsangabe (Warburg, Typus!), Tjibodas, 1450—1650 (Schiffner, Goebel, Verdoorn, Renner), Tjibirum (Schiffner), Tjilaki (Goebel). G. Megamendong, 900 bis 1200 m, G. Goentoe, 1500—1700 m (Verdoorn), Telaga Warna, 1400 bis 1500 m (Schiffner), G. Mandalawangi, 1200 m, G. Malabar, 1800 bis 2300 m, Ajer Panas, G. Gegerbintang, 1500—2000 m (Verdoorn), Salak, 800—1300 m (Schiffner).

Mittel-Java: G. Slamat, 1500—2000 m, Batoe Raden, 900—1250 m (Verdoorn).

West-Borneo: Kuching, Sarawak (Hb. Verdoorn, no. 10 667), Soengai Kenepai (Hallier, no. 2136).

Celebes: B. Porema (G. Kjellberg, no. 2643).

Molukken: Batjan, G. Sibella (Roepke in Hb. H. Bot. Bog. no. 4103).

Philippinen: Paete, auf Pandanusblättern (G. J. Baker, no. 7054).

*fo. inciso-dentata* Herz. — Differt foliis grosse dentatis.

Sumatra: Dollok Baroes, 1700—1900 m (Verdoorn).

*β. var. subintegerrima* Herz. n. var. — Differt statura minore necnon foliis subintegerrimis.

Malakka: Johore, G. Ophir, 500—1000 m (Verdoorn).

Sumatra: Dollok Baroes, 1700—1900 m (Verdoorn).

Krakatau: (Docters van Leeuwen, no. 11 815).

Java: Pangerango, Artja, 1170 m (Schiffner), Tjibodas (Verdoorn), G. Goentoe, Kawah Kamodjan, 1500—1700 m (Verdoorn).

## 6. *Leptolejeunea maculata* (Mitt.) St.

Den Typus dieser bisher nur aus Ceylon sicher bekannten Art habe ich nicht gesehen. Was unter diesem Namen im Herbar STEPHANI aufbewahrt wird (eine Probe davon hat mir Herr VERDOORN verschafft), stammt aus Java, leg. Zollinger, iter secundum, vom Salak und gehört wohl kaum zu *L. maculata*.

Nach der Beschreibung in Species Hepaticarum und der dazu gehörigen Zeichnung in den Icones dürften die 3 großen Zähne am hinteren Blattrand für diese Art charakteristisch sein.

### 7. *Leptolejeunea subdentata* (Schiffn. nomen solum) Herz. n. sp. (Abb. 14).

Dioica videtur; inter generis majores, densiuscule caespitoso-repens, virens, folicola. Caulis ad 10 mm longus, cum foliis ca. 1 mm latus, dite ramosus. Folia subremota vel contigua, oblique patula, flaccida, sicca subcontorta, ad 0,8 mm longa, 0,48 mm lata, asymmetrica, e basi angusta, interdum subcuneata oblique spathulato-obovata, acuta vel oblique apiculata, margine antico longe arcuato, postico supra lobulum leviter sigmoideo-sinuato, supra medium utrinque dente singulo angulatis, inter dentes angulares et apiculum terminalem dente uno altero-rove irregulari, nunc minore, nunc grossiore, armatis; cellulae apicales subhexagonae, diametro 18—20  $\mu$ , mediae et basales ca. 18  $\times$  27  $\mu$  metentes, trigonis et nodulis in medio parietum tenuium minutis, ocello basali magno, ca. 70  $\mu$  longo, 27  $\mu$  lato, hyalino, alteris minoribus, irregulariter distributis, saepius obsoletis, indistinctis, hyalinis; lobulus sat magnus, folio subduplo brevior, oblongus, subrecte truncatus, angulo subobtuso, basi elongato-inflatus, superne planissimus, carina e basi valde arcuata subrecte in folii marginem excurrente. Amphigastria caulinis disco caule plus duplo latiore, subrectangulato, in angulis breviter setosa, seta late patente, basi 2 cellulas lata, interdum truncata (more L. foliicolae!). — Folia involucralia cum amphigastrio breviter connata, laxe hyaline ocellata, lobis lobulisque acutis vel apiculatis, vix denticulatis, amphigastrio ligulato, breviter bifido. Perianthia elongate calyciformia, truncata, e basi ellipsoidea 5-cornuta, infra cornua parum constricta, cornubus brevibus, acutissimis, subhorizontaliter divergentibus vel sursum curvatis, interdum truncatulis vel bifidulis, rostro subnullo, pellucide ocellata. — Androecia breviter stipitata. bracteolis 2—7-jugis, diandris. — Propagula ramuliformia in plantis ♂ praesertim crebra, e ramis apice microphyllis propaguliferis orta.

**Malakka:** G. Ophir, 500—1000 m (Verdoorn).

**Java:** Tjiburrum (Massart, Typus!, Schiffner, Verdoorn), Tjibodas, 1420—1650 m, Gegerbintang, 1500—2000 m, Ajer Panas, 2150 m, Kandang Badak, 2200 m (Verdoorn).

**Borneo:** G. Kenepas (Hallier), Kinabalu, Tenompok (Clemens).

Durch die Form ihrer Blätter, die ihre größte Breite im obersten Drittel haben und fast keilförmig gegen den Grund verschmälert sind, sowie durch die charakteristischen, eckig vortretenden Zähne an der

breitesten Stelle des Blattes und die großen, verhältnismäßig schlanken Perianthe gut gekennzeichnete Art!

Die Zähne des Blattrandes sind oft auf je einen eckig vorspringenden Zahn beschränkt, der durch seine besondere Lage die Ver-



Abb. 14. *Leptolejeunea subdentata* (Schiffn. nom. sol.) Herz. n. sp.

a—b Typus, c—h Schiffner no. 3268, i—k Schiffner no. 2588, l Schiffner no. 2848. —  
 a 4 Stengelblätter, ca. 35/1, b Blattspitze, ca. 130/1, c Stämmchen mit 2 Involucren,  
 ca. 35/1, d Ast, ca. 35/1, e 3 Blätter, ca. 35/1, f Involucrum, ca. 35/1, f, Involucral-  
 blatt, ca. 130/1, g Perianth, ca. 35/1, h Perianthocelle, ca. 130/1, i Lobulusspitze,  
 ca. 130/1, k 2 Amphigastrien, ca. 130/1, l Basalocellus, ca. 130/1.

breiterung des Blattes unter der scharf zulaufenden Spitze noch mehr betont. Zuweilen finden sich zwischen diesen und der Spitze noch 1—2 unregelmäßige Zähne eingeschoben, die aber den Umriß des Blattes weniger beeinflussen.

Die Ocellenverhältnisse sind bei dieser Art besonders bemerkenswert. In den meisten Fällen ist nur der wasserhelle Basalocellus deutlich abgehoben, die kleineren, auf der Blattfläche zerstreuten Ocellen dagegen sehr undeutlich, was einmal daher kommt, daß sie sich in ihrer Färbung gar nicht von den andern Blattzellen unterscheiden, dann aber scheint mir auch ihre Ausbildung zuweilen völlig unterdrückt werden zu können. Daß es sich aber in den beobachteten Fällen um wirkliche Ocellen und nicht nur um etwa krankhaft veränderte und nur deswegen als hellere Flecken hervortretende Zellen handelt, geht aus der wiederholten sicheren Feststellung von Ocellen im Involucrum und sogar in der Perianthwandung hervor. Die unzweideutigen Belege sind in der Abbildung (Abb. 14) wiedergegeben.

In der Ausbildung der Amphigastrien schließt sich *L. subdentata* durch die Kürze und gelegentliche Stützung der Zipfel an *L. foliicola* an, deren breitblättrigen Formen sie auch im allgemeinen Blattumriß nahekommt. Die breit vorspringenden Eckzähne der *L. subdentata* lassen sie aber jederzeit leicht von der immer ganzrandigen *L. foliicola* unterscheiden.

#### 8. *Leptolejeunea foliicola* St. (Abb. 15 und 16).

So umfangreich auch der Formenkreis dieser stellenweise sehr häufigen Art ist, so sicher ist sie doch durch einige wenige Merkmale zu umschreiben. Das wichtigste derselben, obwohl nicht ganz unwandelbar, scheint mir die plumpe Form der Amphigastrien, bei denen niemals lange, fein gespitzte Zipfel vorkommen. Charakteristisch ist für sie vielmehr, daß sie sich gewöhnlich aus einer kurzen Reihe von Paarzellen aufbauen und stumpf, wie abgestutzt, in 2 nebeneinander liegenden Zellen enden; diese Endzellen sind oft schief gegeneinander verschoben. Es gibt zwar Fälle genug, in denen diesen gepaarten Zellen noch eine einzelne wohl erhaltene oder auch sehr zarte und zusammenfallende und schließlich völlig verschwindende Endzelle aufsitzt. Noch häufiger läßt sich aber an wachsenden Sproß- und Zweigspitzen nachweisen, daß die Amphigastrien meist schon nach ihrer Anlage in ein zweizellig abgestutztes Band enden (s. Abb. 16). Mittelformen, bei denen 1 Zipfel spitz (1-zellig), der andere stumpf (mit Paarzellen) endet, sind häufig zu finden. Auch wechseln gelegent-

lich die Formen auf den Verzweigungen einer und derselben größeren Pflanze. Man findet eben immer wieder die kurzen und stumpf endenden Formen.

Auch die Blätter sind, selbst bei größeren Formen, immer durch ihre Ganzrandigkeit und Unsymmetrie, d. h. die leicht s-förmige

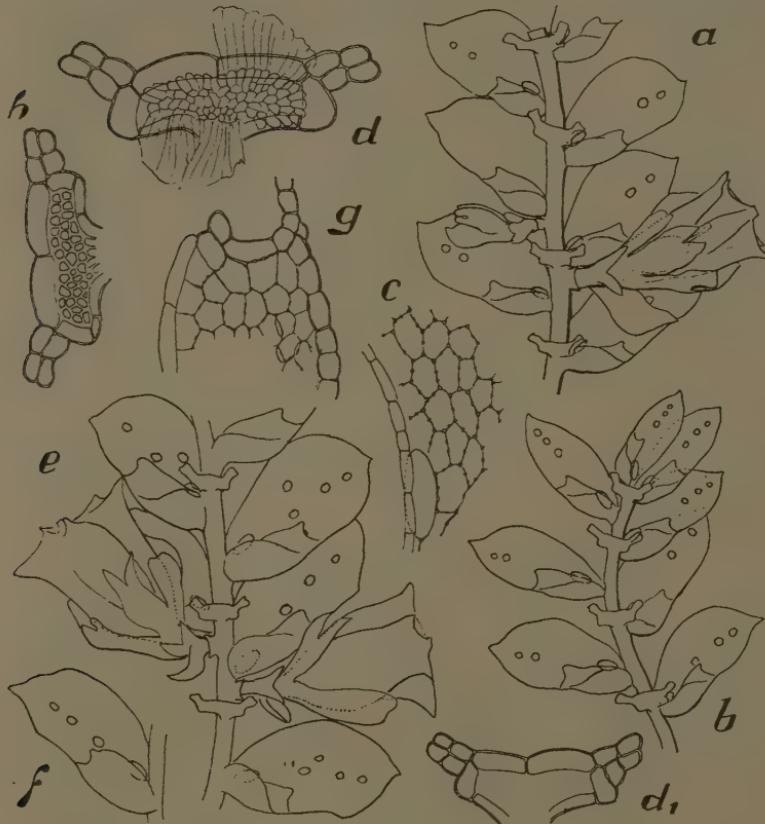


Abb. 15. *Leptolejeunea foliicola* St.

a—d (leg. Kurz, Java, Typus?): a Stengelstück mit Perianth, ca. 35/1, b Ast erster Ordnung, ca. 35/1, c Zellnetz d. B.basis, ca. 130/1, d und d<sub>1</sub> 2 Amphigastrien, ca. 130/1, e—h (Renner, n. 342 und 358), e St.stück mit Perianth, ca. 35/1, f St.blatt, 35/1, g Lobulus, ca. 130/1, h Amphigastrium, ca. 130/1.

Schweifung der Ränder — mit starker gebogenem Vorderrand —, häufig mit einer leichten Einziehung über dem Lobulus, von einprägsamer Gestalt. Hinzu kommt noch die Anordnung der Ocellen in

einer medianen unterbrochenen Reihe zu je 4, zu welchen aber oft noch eine 5. aus der Reihe, meist nach dem Vorder-(Dorsal-)rand hin verschobene Ocelle hinzutritt. Die Kombination dieser beiden Merkmale lässt trotz der habituell durch bald schmälere, bald breitere Blattform schwankenden Typen die Art sofort erkennen.

Ein weiteres Merkmal liefert der stets von einer Reihe sehr schmäler und langgestreckter Zellen gesäumte freie Rand des Blatt-

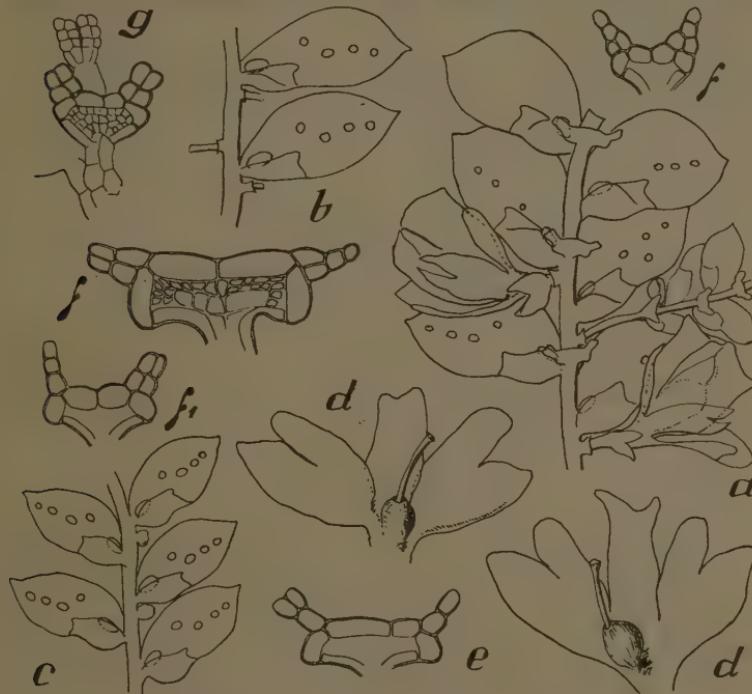


Abb. 16. *Leptolejeunea foliicola* St.

a St.stück mit 2 Perianthien (folia latifolia), ca. 35/1, b 2 Blätter, ca. 35/1, c Stengelstück, ca. 35/1, d 2 entfaltete Involucren, ca. 35/1, e und f St.ampigastrien, f Astampigastrium, ca. 130/1, g jugendliches Amphigastrium einer Zweigspitze, ca. 130/1.

lobulus, der — der Blattform entsprechend — meist ziemlich lang ist und eine nur schwach gekrümmte Carinallinie zeigt. Oft ist der Lobulus an seiner Basis sackartig aufgebläht, während der obere Rand flach aufliegt.

Ferner besitzt das Involucrum stets stumpfe, unversehrte Abschnitte. Ocellen sind am Involucrum kaum je zu beobachten, ebenso-

wenig am Perianth, das sich durch kurze, glatte und breit zugespitzte Hörner, sowie etwas größere Länge als Breite auszeichnet.

*L. foliicola* trägt oft an eigenen, am Ende von Seitenzweigen sich differenzierenden, sehr kleinblättrigen Brutastträgern kleine Brutästchen von der üblichen, für die Gattung charakteristischen Gestalt.

Die Art ist recht formenreich, und es lassen sich namentlich breit- und schmalblättrige Formen unterscheiden, die aber kaum eine besondere Namensgebung rechtfertigen würden. Sie scheint besonders in der westlichen Malaya weit verbreitet zu sein und in Java, was Häufigkeit betrifft, der *L. Schiffneri* kaum nachzustehen<sup>1)</sup>.

Ich kenne sie von folgenden Fundorten:

**Malakka:** Johore, G. Ophir, 500—1000 m (Verdoorn).

**Ost-Sumatra:** Dollok Baroes, 1700—1900 m, mm. Sibajak, Dg. Singkoet, 1300—1600 m (Verdoorn).

**West-Sumatra:** Merapi, 1400—1600 m (Schiffner), Prapat (Renner).

**West-Java:** ohne nähere Fundortsangabe (Kurz, in herb. Stephani), Tjibodas 1450—1650 m (Schiffner, Verdoorn, Renner, zahlreiche Nummern), Tjiburum, Depok, 110 m, Salak, ca. 1000 m (Schiffner), G. Gegerbintang, 1500—2000 m, G. Malabar, 1800—2300 m, G. Goentoer, G. Patoeha, G. Tjikoeraj, 1700 m, G. Mandalawangi, 1200 m, Telaga Warna, 1400—1500 m (Verdoorn).

**Philippinen:** Polillo (McGregor, 1909, herb. Verdoorn, no. 1719).

#### 9. *Leptolejeunea radiata* (Mitt.) St. (Abb. 17) und

#### 10. *Leptolejeunea lancifolia* (Mitt.) St.

Beide Arten werden von STEPHANI<sup>2)</sup> nur aus Ozeanien erwähnt, die erstere von Tahiti, die letztere von Samoa, Neu-Guinea und den Salomonsinseln. Von keiner habe ich die Typuspflanze gesehen. Von *L. lancifolia* liegen mir immerhin Exemplare von Neu-Guinea (leg. Micholitz) vor, die STEPHANI als solche bestimmt und abgebildet hat. Ob sie mit dem Original übereinstimmen, kann ich nicht beurteilen. In den Blättern und Amphigastriern passen die Neu-Guineapflanzen

1) *L. brevicornis* Schiffner nomen solum in „Hepaticae Massartianae“ ist nach dem, was ich aus dem Herbar VERDOORN als Typus erhalten habe, nur als Form der *L. foliicola* zu betrachten. Die Amphigastrienzipfel sind bei *L. brevicornis* öfters als bei der typischen *L. foliicola* 1spitzig, es kommen aber auch hin und wieder die charakteristischen, 2zellreihigen, wie abgestutzt stumpf endenden Zipfel vor.

2) Die von STEPHANI abgebildeten 5 Ocellen, die in unregelmäßigen Abständen längs der Mittellinie (2 im unteren, 3 im oberen Blattein) angeordnet sein sollen, sind nach meiner Untersuchung sicher nur auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen, indem STEPHANI inhaltslose Zellen im unteren Blattein, die als helle Flecke abstechen, fälschlich für echte Ocellen gehalten hat.

— abgesehen von der undeutlichen und wohl auch nicht konstanten Randzähnung, die STEPHANI für *L. radiata* zeichnet — aber auch zu der Abbildung von *L. radiata*. Sowohl für *L. lancifolia*, wie für *L. radiata* scheinen ganzrandige oder fast ganzrandige Blätter etwa

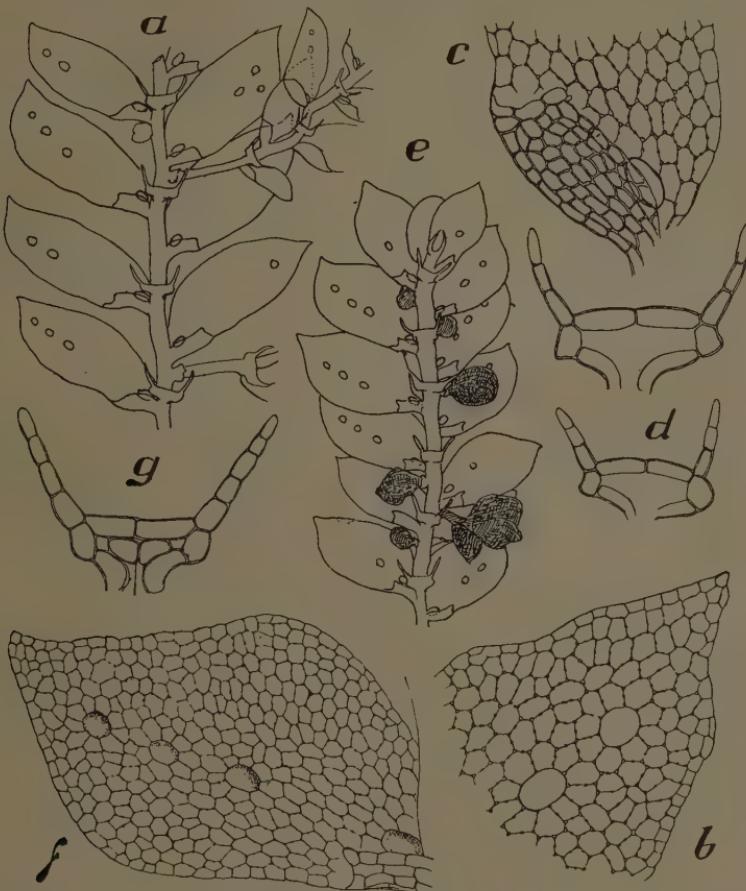


Abb. 17. *Leptolejeunea radiata* (Mitt.)? a—d (Fidji, leg. Smith):  
a Ststück, ca. 35/1, b B.spitze, ca. 130/1, c Lobulus, ca. 130/1, d 2 Amphigastrien,  
ca. 130/1, e—g (Tahiti, leg. Setchell): e Ststück, ca. 35/1, f Blatt, ca. 130/1, g Amphi-  
gastrium, ca. 130/1.

von der Form der *L. foliicola*, also mit leicht geschwungenen Langseiten und median gereihten Ocellen charakteristisch zu sein. Obwohl STEPHANI die Ocellen von *L. lancifolia*, als „irregulariter distributi,

vulgo mediani“ bezeichnet, ist gerade bei seinen Neu-Guineapflanzen die unterbrochene Reihung in der Mittellinie (2—3) ganz übereinstimmend mit der Abbildung von *L. radiata*, und man würde sterile Exemplare danach eher auf *L. radiata* als auf *L. lancifolia* bestimmen. In den Perianthen passen die Micholitzschen Pflanzen dagegen zwar gut zu der Abbildung STEPHANIS, aber nicht zu seiner Beschreibung, in der die 5 scharfen oberen Ecken der Kielfalten des gestutzten Perianthes als „angulis paucispinulosis“ und die Falten selbst als „similiter armatis“ bezeichnet werden. Wohl sind die spitzen, schwach hornartigen Ecken zuweilen mit winzigen Dörnchen besetzt, die Faltenkanten dagegen sind völlig glatt und die Beschreibung der *L. radiata*-Perianthe „apice late truncata, angulis leviter attenuatis acutis“ ließe sich ebenso gut, d. h. mit den gleichen geringfügigen Vorbehalten, auf die Micholitzpflanzen der *L. lancifolia* anwenden. Da ich nun auch noch Pflanzen aus Fidji (leg. Smith<sup>1)</sup>) gesehen habe, die — soweit das bei ihrer Sterilität zu beurteilen ist — ganz gut zu den Neu-Guineapflanzen passen, aber ebensogut nach Stephanis Beschreibung auf *L. radiata* bestimmt werden könnten, so möchte ich glauben, daß *L. lancifolia* und *L. radiata* spezifisch kaum voneinander verschieden seien. Bei der Unsicherheit dieser Schlußfolgerung ist es aber unmöglich, Formen meines Materials aus der westlichen Indomalaya, auch wenn sie recht gut in Blättern und Amphigastriën mit den Micholitzpflanzen aus Neu-Guinea übereinstimmen, ohne weiteres mit *L. lancifolia* oder *L. radiata* zu identifizieren. Doch führe ich zur weiteren Beobachtung einige Nummern an, die vielleicht zu einer dieser beiden Arten gehören könnten. Man vergleiche hierzu auch, was ich über *L. Schiffneri var. subintegerrima* oben geschrieben habe. Sieht man die Amphigastriën, d. h. ihre langen schmalen Zipfel, als wichtigsten systematischen Hinweis an, so scheint die Verwandtschaft der beiden fraglichen Arten auf *L. Schiffneri* hinzuweisen, von der sie sich durch die unversehrten oder fast ganzrandigen Blätter unterscheiden. In der Blattform und Ganzrandigkeit dagegen erinnern sie viel mehr an *L. foliicola*, von der sie aber die schmalzipfligen Amphigastriën mit gerade oder bogig auf-

1) Die SMITHSchen Pflanzen möchte ich unbedenklich ebenso wie die SETCHELL-schen Pflanzen aus Tahiti (s. Fig. 17e—g) zu diesem wahrscheinlich zusammengehörigen Artenpaar bringen, wobei die SMITHSchen Pflanzen mehr der Abbildung von *L. lancifolia*, die von Tahiti mehr der Abbildung von *L. radiata* entsprechen. Da ich aber die beiden Arten für identisch halte, habe ich sie beide als *L. radiata* bezeichnet. Bei der Fidjipflanze scheint mir besonders charakteristisch die Anordnung der Ocellen, die meist zu zwei hintereinander in das obere Blattdrittel gerückt sind, was in der gleichwohl unkorrekten Zeichnung Stephanis angedeutet zu sein scheint.

steigenden Zipfeln deutlich trennen. Die Periathform der *L. lancifolia* bleibt, obwohl dieselben Dinge in den Beschreibungen recht verschieden ausgedrückt werden, weder gegenüber *L. follicola* noch gegen *L. Schiffneri* zurück. Die zu beobachtenden Unterschiede liegen durchaus in der Variationsbreite des Merkmals bei den 4 Arten. Ich lasse also aus Mangel an Vergleichsmaterial und namentlich wegen Fehlens der Typenpflanzen, die auch in absehbarer Zeit — die MITTENSchen Originale dürften sich im Kew-Herbar befinden! — nicht zu beschaffen sein werden, die Frage des systematischen Wertes dieser beiden Arten offen.

Als wahrscheinlich hierher gehörig lassen sich folgende von mir untersuchte Pflanzen aus der Indomalaya ansehen:

**Java:** G. Besir bei Tjidadap (Backer, no. 22973 in herb. H. B. Bog. no. 4149).

**Celebes:** Lombasang (Bünnemeyer, no. 11337 in herb. H. B. Bog. no. 4148).

### 11. *Leptolejeunea Balansae* St. (Abb. 18).

*Leptolejeunea Balansae* scheint eine vorzugsweise auf dem tropisch-asiatischen Festland verbreitete Art zu sein. Die von STEPHANI<sup>(14)</sup> angegebenen Fundorte reihen sich von den Andamanen über die Malayische Halbinsel bis Siam und Tonkin. Von dort strahlt sie aber offenbar auf die benachbarten Inseln aus. Von den Stephani'schen Pflanzen kenne ich nur die von den Andamanen, leg. Man, no. 1709. Sie kann wohl als Cotypus angesehen werden und paßt ziemlich gut zur Beschreibung.

Eine Charakterisierung der Art ist nicht leicht. Man ist dabei fast völlig auf die nahezu symmetrisch eiförmige Gestalt der Blätter und ihre breite Zuspitzung sowie Ganzrandigkeit angewiesen. Diese Merkmale kombinieren sich mit schmalzipfligen Amphigastrien. Wäre der Ocellentypus so konstant, wie er nach der Zeichnung von STEPHANI erscheint, so wäre der dort wiedergegebene Medianocellus ein schönes Merkmal. In Wirklichkeit verhält es sich damit aber anders. So häufig auch der Medianocellus ganz regelmäßig und in gleicher Lage auftritt, so daß man ihn nach Untersuchung zahlreicher Exemplare als festes Merkmal ansehen möchte, so gibt es doch immer Individuen, an denen entweder in einzelnen Blättern oder sogar auf einem ganzen Zweig der Medianocellus fehlt (z. B. Renner, no. 316). So ist es also durchaus denkbar, daß es Pflanzen gibt, bei denen er überhaupt nicht ausgebildet wird. Darauf läßt auch der Widerspruch zwischen Beschreibung und Zeichnung von STEPHANI schließen. Denn in der Beschreibung wird nichts von einem Medianocellus erwähnt, während

er in der Zeichnung für jedes Blatt — und wie es auch auf meine Exemplare aus Sumatra ausgezeichnet stimmt — wiedergegeben ist. Die Blattränder sind zwar meist völlig ganzrandig, doch kommen gelegentlich, wie bei anderen ganzrandigen Formen, wenige ganz seichte Zähne am Ventralrand oberhalb des Lobulus vor. Immer aber sind

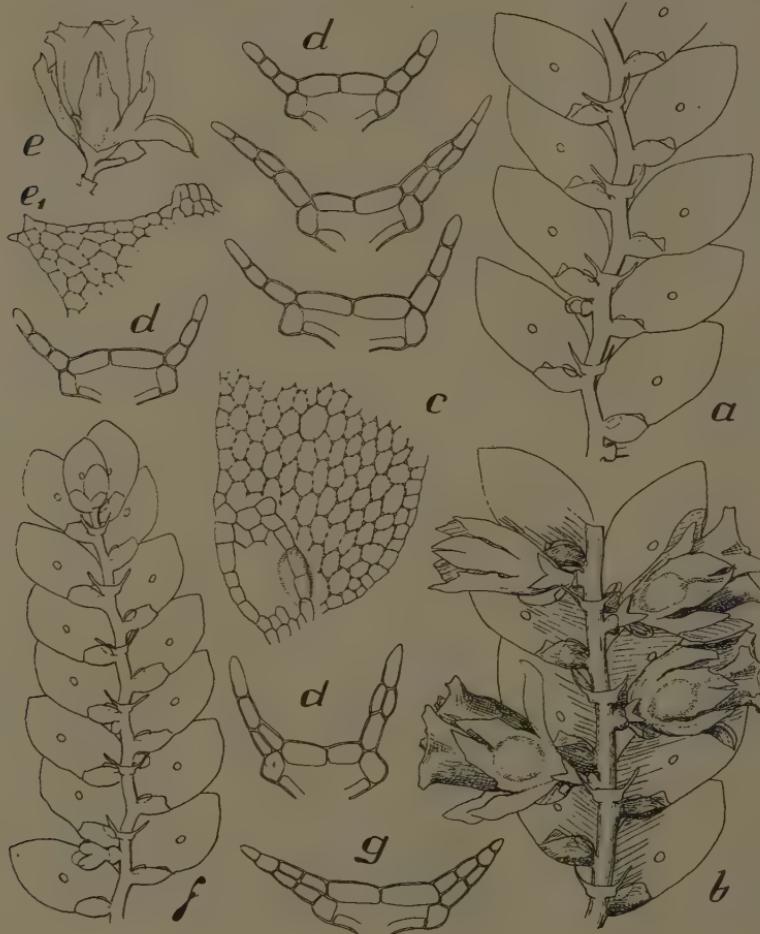


Abb. 18. *Leptolejeunea Balansae* St.

a ♂ Pflanze, Stengelstück, ca. 35/1, b ♀ Pflanze mit 3 Perianthien, ca. 35/1, c Zellnetz bis Blattmitte, ca. 130/1, d 5 Amphigastrien von Hauptstengel und Ästen, ca. 130/1, e Perianth, ca. 35/1, e<sub>1</sub> Perianthorn, ca. 130/1, f Sproßstück, ca. 35/1, g Amphigastrium, ca. 130/1 (f—g Verdoorn no. 11399).

dann die Blätter durch ihre fast genau symmetrische Gestalt doch als *Balansae*-Blätter kenntlich.

Im einzelnen sind folgende Fundorte zu nennen:

Andamanen: leg. Man. no. 1709.

Sumatra: Kota Nopan (Renner, 1930), Fort de Kock (Jacobson).

Anambas-Inseln: Siantan (van Steenis).

Ferner nach Stephani, Species Hepaticarum: Perak, Siam und Tonkin.

### 12. *Leptolejeunea epiphylla* (Mitt.) St. (Abb. 19).

So nichtssagend der Name dieser Art bei einer *Leptolejeunea* erscheinen mag, da sie ja alle mit Ausnahme der *L. subrotundifolia* epiphyll sind, so bezeichnend ist er hier doch deswegen, weil keine der übrigen Arten ihrem Substrat so dicht angeschmiegt ist, wie *L. epiphylla*. Es sieht so aus, als seien die zarten Pflänzchen der Blattoberfläche förmlich aufgebügelt, so völlig flach liegen sie ihr an. Dieser Habitus zusammen mit der fast waagrechten Ausbreitung der

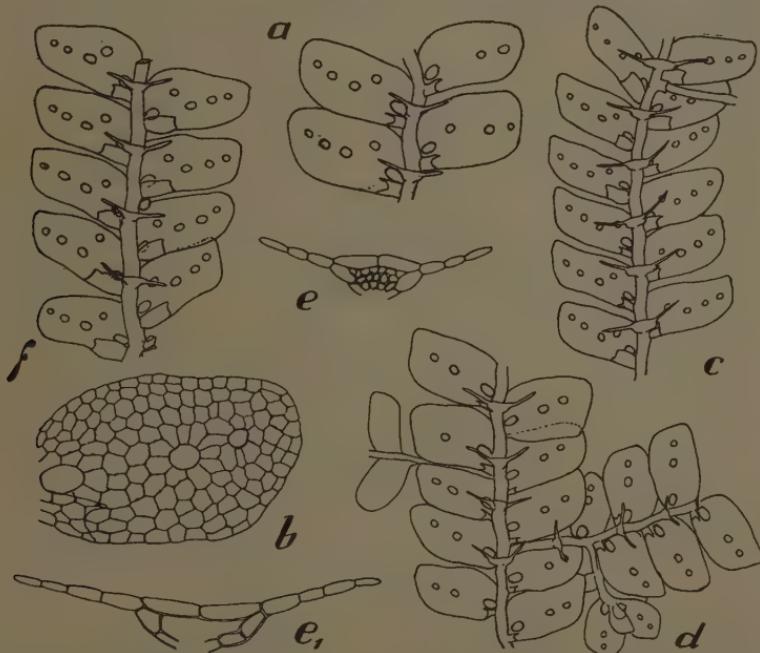


Abb. 19. *Leptolejeunea epiphylla* (Mitt.).

a—b Typus, a St.stück, ca. 35/1, b Blatt, ca. 130/1, c St.stück (Tahiti), ca. 35/1, d—e (Renner no. 258), d St.stück, ca. 35/1, e Amphigastrium, e<sub>1</sub> (no. 404), f St.stück (als *L. rhombifolia* leg. Le Rat), ca. 35/1.

parallelogrammförmigen Blätter lässt die Art recht leicht erkennen. Sie ändert in der Blattform nur wenig ab. Fast immer verlaufen die Längsseiten nahezu gerade und parallel und biegen rasch in die schiefe Abstutzung der Spitze ein. Nach den wenigen vorhandenen Abweichungen kann man nur eine *forma angusta* mit deutlich schmäleren und gegen das obere Ende etwas zusammenlaufenden Rändern unterscheiden. Die sonstigen Abänderungen beziehen sich nur auf den Entwicklungsgrad des Lobulus, der gerade bei unserer Art oft stark zurückgebildet ist und nahezu fehlen kann. Es zeigte sich jedoch, daß hier keine scharfe Grenze besteht, indem beide Formen nebeneinander am gleichen Sproß wie auch Übergänge zwischen beiden vorkommen. Was die Ocellenverteilung betrifft, so findet man außer dem großen Basalocellus gewöhnlich noch 2—3 kleinere, in der Mittellinie — weitab vom Basalocellus — gereihte Ocellen. Gelegentlich kommen auch überzählige Ocellen vor. Die Blattränder sind immer unversehrt, glatt, wie mit der Schere ausgeschnitten. Sehr bezeichnend sind auch die unverhältnismäßig langen, fast nadelartig dünnen, stark spreizenden Amphigastrienzipfel.

Das Areal dieser in der Indomalaya und Oceanien offenbar weit verbreiteten Art reicht von Ceylon über Malakka und die Insulinde bis Neu Caledonien und Tahiti. Sie lag mir von folgenden Fundorten vor:

Ceylon: Typus!

Nikobaren: (Didrichsen, als *L. Kamphoevenii* in Icon.)

Malakka: Singapore, Bukit Timah (Verdoorn), Tambeling, Pahang (Corner).

Sumatra: Panti 300 m (Jacobson, Renner), Brastagi (Goebel), Subak Sikat (Renner), Lebong Tandai (Schäfer).

Java: Depok (Schiffner, Goebel), Land Bolang bei Buitenzorg, 600 m (van Steenis), G. Mandalawangi, 1200 m, G. Goentoer, Kawah Kamodjan, 1500 bis 1700 m (Verdoorn), ? Tjibodas (Renner).

Borneo: Kinabalu, Tenompok (Clemens), P. Tjahoe, 150 m (Clemens).

Philippinen: Polillo (Robinson), Los Banos, Mt. Maquiling (Baker), Mittel-Luzon und Süd-Mindanao, Distr. Davao (Warburg).

Neu Caledonien: (lé' Rat, von F. Stephani als *L. rhombifolia* bestimmt.)

Tahiti: (Setchell, no 329.)

### 13. *Leptolejeunea subacuta* St. (Abb. 20 und 21).

*Syn. L. dapitana* St.

Eine sorgfältige Vergleichung der beiden Originale von *Leptolejeunea subacuta* (Japan, Akinokawa, Tosa, leg. Yoshinaga) und *L. dapitana* St. (Philippinen, Dapitan, leg. Ramos) hat die völlige Übereinstimmung beider „Arten“ ergeben. Obwohl die Abbildungen in Stephani's Icones zunächst einen wesentlichen Unterschied zwischen den beiden

„Arten“ zu beweisen scheinen, kann dieser Widerspruch ohne weiteres durch die naheliegende Vermutung gelöst werden, daß bei *L. subacuta* wohl ein Stämmchenblatt, bei *L. dapitana* aber ein Astblatt abgebildet wurde. Die Blätter sind nämlich bei den meisten Formen der recht vielgestaltigen und offenbar weit verbreiteten *L. subacuta* an Stengel

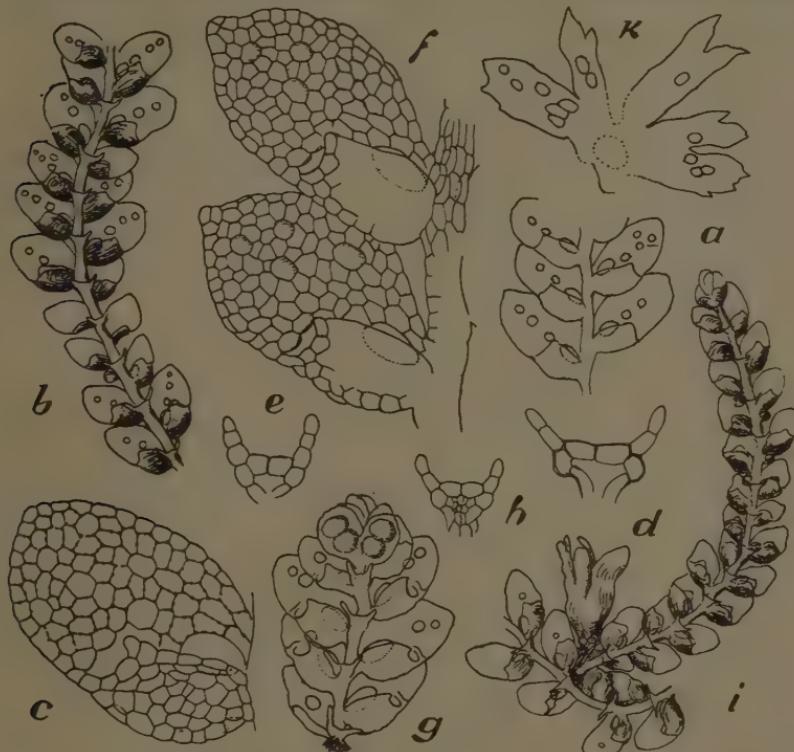


Abb. 20. *Leptolejeunea subacuta* St.

a—e Typus (Tosa), f Stämmchen, ca. 35/1, b Ast, ca. 35/1, c St.blatt, ca. 130/1, d St.amphigastrium, ca. 130/1, e Astamphigastrium, ca. 130/1, f—h *L. dapitana*, Typus (Ramos), f 2 St.blätter, ca. 130/1, g Ast mit Androeceum, ca. 70/1, h Amphigastrium, ca. 130/1, i Habitus der ♀ Pflanze (Verdoorn), ca. 35/1, k Involuerum (Jacobson), ca. 70/1.

und Ästen 1. und 2. Ordnung stärker verschieden, als dies bei anderen *Leptolejeuneen* der Fall zu sein pflegt. Dazu kommt, daß in den Populationen der *L. subacuta* meist nur noch die Zweige 1. und 2. Ordnung gefunden werden, weil zur Zeit ihrer Vollentwicklung die primären Stämmchen, d. h. die Hauptachsen, schon weitgehend zerstört sind.

Dadurch kann dem Beobachter vorgetäuscht werden, er habe vollständige Individuen vor sich, um so mehr als bei *L. subacuta* die Gametangienstände sich (ob immer?) an den Seitenzweigen befinden, während sie bei den meisten übrigen Leptolejeuneen dicht gereiht längs der Hauptachsen stehen. Dies läßt auch in Zweifelsfällen *L. subacuta* von der gelegentlich ähnlichen *L. epiphylla* unterscheiden. Mit dieser letzteren besteht nämlich, wenn keine vollständigen Exemplare vorliegen, zuweilen Anlaß zu Verwechslungen. An Seitenzweigen, besonders gegen ihr Ende, werden nämlich auch bei *L. epiphylla* die Blätter gelegentlich mehr eiformig, wie dies durchwegs bei *L. subacuta* der Fall ist. Eine Vergleichung der Stämmchenblätter löst aber jeden Zweifel. Bei beiden Arten (*L. epiphylla* und *subacuta*) ist zunächst die besondere Kleinheit der Blätter sowie ihr kleiner Längen-Breiten-index charakteristisch. Sie sind nämlich nie doppelt so lang als breit und meist sogar nicht mehr als  $\frac{1}{2}$  mal länger als breit. Während aber bei *L. epiphylla* die Grundform der Stengelblätter etwa in das Schema eines schiefen Parallelogramms gebracht werden kann, bei dem 2 Langseiten und 2 Kurzseiten etwa parallel gestellt sind, ist die Kontur des *subacuta*-Blattes eher in der Eiform zu schematisieren. Die Form des *epiphylla*-Blattes ist bedingt durch die breite und gerade Stutzung an der Basis des Blattvorderrandes parallel zum Stämmchen und eine dazu parallele Stutzung des Hinterrandes gegen die Blattspitze. Bei *L. subacuta* dagegen ist der basale Teil des Blattvorderrandes schief, in spitzem Winkel zum Stämmchen, gestutzt und allmählich bogig in die Blattlangseite übergehend, die beiden Langseiten selbst mehr nach außen gebogen (nicht parallel) und von beiden Seiten her allmählich zur Spitze zusammenlaufend. Dazu kommt noch die Stellung der Blätter zur Stengelachse, die bei *L. subacuta* einen halben rechten bis spitzen Winkel bildet, während dieser Winkel bei *L. epiphylla* immer weiter als  $60^\circ$  (bis  $80^\circ$ ) ist. Im Zusammenhang damit steht wohl die Form des Lobulus, dessen carina bei *L. epiphylla* fast gerade gestreckt, bei *L. subacuta* immer mehr oder weniger gebogen ist. *L. subacuta* ist ferner ausgezeichnet durch überzählige Ocellen bei den Stengelblättern, zuweilen sogar bei den Astblättern, während *L. epiphylla* außer dem Basalocellus nur 2—3 in der Mittellinie angeordnete Ocellen und oft noch eine seitliche Oelle besitzt. Was die Astblätter betrifft, so findet man bei *L. subacuta* im Verhalten der Ocellen beträchtliche Schwankungen, die unzweifelhaft mit der mehr oder weniger starken Entwicklung der Blattspreite zusammenhängen. Bei einer — recht häufigen — Extremform der *L. subacuta*, die ich als „ovata“ bezeichne und die durch ihre besonders kleinen

Astblätter 1. und 2. Ordnung auffällt — oft sind nur solche zu beobachten —, kann der Ocellenbesitz bis auf den Basalocellus dahinschwinden, so daß auf den ersten Blick eine völlig verschiedene Pflanze vorzuliegen

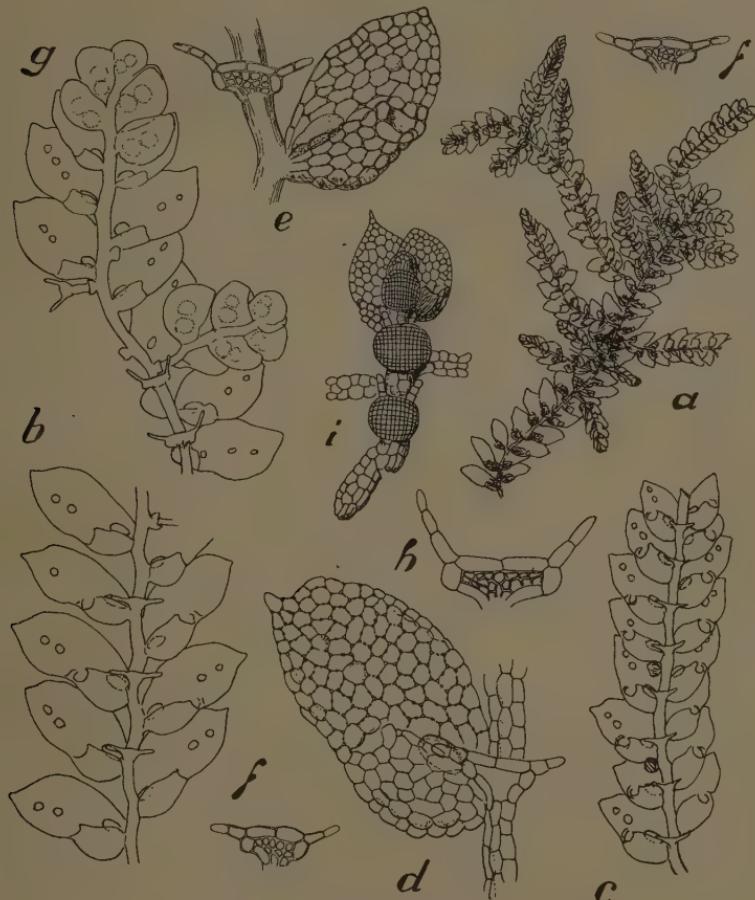


Abb. 21. *Leptolejeunea subacuta* St. (Formen).

a—d Renner, no. 363/c. a Habitus 10/1, b Stengelstück, ca. 38/1, c Ast, ca. 38/1, d Astblatt 1. Ordn. mit Amphigastrium, 135/1. e—f Renner, no. 411/a. e Blatt, 135/1, f 2 Amphigastrien, 135/1. g—h Schiffner, no. 3292. g ♂ Pflanze, ca. 38/1, h Amphigastrium, 135/1, i Brutästchen (Verdoorn, no. 75/a), ca. 70/1.

scheint, doch lassen sich bei Beobachtung genügenden Materials alle Übergänge, zuweilen am gleichen Individuum, feststellen. Ebenso ist auch die Art der Blattzuspitzung neben dem Wechsel in der Blatt-

gröÙe vielen Schwankungen ausgesetzt, die es vielleicht berechtigt erscheinen ließen, mehrere Formen zu unterscheiden. Da aber auch in dieser Beziehung verschiedenartige Verhältnisse am gleichen Exemplar beobachtet werden können, so unterbleibt eine solche Gliederung besser. Ein weiterer Unterschied gegenüber *L. epiphylla* ist gegeben in der Trockenlage der Blätter, die bei *L. epiphylla* dem Substrat (der Blatt-epidermis) ganz dicht und flach aufgepreßt sind, während sie bei *L. subacuta* sich immer mehr oder weniger vom Substrat abheben.

Die Amphigastrien von *L. subacuta* zeichnen sich durch verhältnismäßig kurze, einzellreihige, zarte Zipfel aus, die nie stark gespreizt abstehen, obwohl ihr Divergenzwinkel (abhängig von dem Entfaltungsgrad der Dilatationszellen) wechselt. Der Basaldiscus ist gewöhnlich nicht scharf ausgeprägt und die Randzellen bei den Amphigastrien der Äste wenig differenziert. Bei *L. epiphylla* dagegen sind die Zipfel länger und schmäler (bis 4 Zellen lang und diese selbst sehr schmal, 3 mal so lang als breit) und fast horizontal spreizend, der Discus nieder und breit und deutlich von den Randzellen gesäumt.

In knappen Sätzen zusammengefaßt, kann *L. subacuta* charakterisiert werden durch die Kleinheit ihrer Blätter und ihren niederen Längen-Breitenindex (< 2/1, meist 1,6/1 bis 1,5/1 für die Stämmchenblätter und 1,8/1 bis 1,4/1 für die Astblätter), ihre mehr oder weniger ovale Form, stumpf oder leicht gespitzt, die unversehrten Ränder, die stark gebogene Kiellinie des meist gut entwickelten Lobulus und die meist unter 45° oder noch spitzerem Winkel nach vorne gerichtete Blattstellung. Die Ocellen der Stengelblätter finden sich neben Basalocellus und median gereihten Ocellen noch zu 1 bis mehreren zerstreut auf der Blattfläche. In den bei fo. *ovata* winzigen Astblättern können sie weitgehend reduziert werden und sich schließlich ganz auf den Basalocellus beschränken. Daß die Ocellenbildung von der Entwicklung der Blattspreite wenigstens zum Teil abhängt, geht schon aus der Tatsache hervor, daß im Invölucrum sowohl die hier flächig ausgebildeten Lobuli wie auch das Floralampygastrium Ocellen besitzen, während solche an den entsprechenden Stämmchenorganen, wo Lobulus und Amphigastrien weitgehend differenziert und zurückgebildet sind, fehlen.

In der Gestaltung des Involuturums selbst scheint ziemlich Freiheit zu herrschen, insofern sowohl spitze wie stumpfe, sowohl unverehrte wie gezähnte Lobi und Lobuli vorkommen. Die Form des Perianthes konnte ich nirgends einwandfrei feststellen, da nur alte, stark zerdrückte oder geöffnete Stücke zu beobachten waren. Nur soviel war zu sehen, daß die Kiele nirgends in längere Hörner auslaufen.

sondern lediglich in scharfen Ecken enden und daß der Längen-Breitenindex etwa 1/1 beträgt. Dieser Typus ist bei den meisten indomalayischen Arten üblich, daher als Artmerkmal nicht zu verwerten.

Außer der fo. ovata, die sich durch ihre winzigen, fast eiförmigen und mehr oder weniger stumpfen Astblätter auszeichnet und die als Normalform anzusehen ist, läßt sich noch eine forma latior mit breiteren und stets irgendwie gespitzten Blättern, aber trotzdem geringerer Ocellenentwicklung unterscheiden. Zu dieser dürfte als geographische Rasse, auf Malakka beschränkt, eine etwas schmalblättrige Form mit stärkerer Zuspitzung, aber trotzdem gut entwickelter Blattspreite gehören, die etwa als *subforma acuta* angefügt werden könnte. Daß ich diese auf den ersten Blick recht abweichenden Formen alle bei *L. subacuta* einreihe, begründet sich durch die Beobachtung zahlreicher Zwischenformen, die meist in den Astblättern starke Anklänge, zuweilen völlige Übereinstimmung mit typischer *L. subacuta* zeigen.

So groß die Versuchung sein mag, diese Formen z. T. als Kleinarten abzuspalten, so wird doch die Gefahr, ihr zu erliegen, mit jeder neuen Untersuchung geringer. Mein Überblick gründet sich auf Hunderte von präparierten Exemplaren; er hat mir immer wieder bestätigt, daß die Unterscheidung von „optimae species“ desto leichter wird, je spärlicher das vorliegende Material ist, und ich erhalte bei der Bearbeitung der mir vorliegenden überaus reichen Bestände immer mehr den Eindruck, daß wir es mit Schwärmen zahlloser, teils nur phänotypisch, teils wohl aber auch genotypisch (Mutationen?) verschiedener Formen zu tun haben, die nach morphologisch-anatomischen Methoden allein nicht endgültig analysierbar sind. Es kann sich also, so bitter diese Erkenntnis auch für den Systematiker sein mag, einstweilen nur um eine möglichst sinnvolle Gliederung genetisch noch recht unsicher definierter Formenkreise handeln.

Das Verbreitungsareal von *L. subacuta* erstreckt sich von der Malayischen Halbinsel über die westlichen Inseln der Indomalaya und die Philippinen bis Japan. Im einzelnen sind folgende, meist von mir selbst nachgewiesene Fundorte anzuführen:

**Malakka:** Johore, G. Ophir, 500—1000 m, Singapore, Bukit Timah, 200 m (Verdoorn), Taiping (Goebel).

**Sumatra:** Merapi, 1400—1600 m, Lebong Karbau, prope Fort de Kock (Schiffner), Dollok Baroes, 1700—1900 m, Petani pr. Brastagi, 1350 m, Sibajak, Dg. Singkoet, 1300—1600 m (Verdoorn), Panti, 300 m (Jacobson), Prapat (Renner), G. Sago, 1900 m (Bünnemeyer).

**Java:** Tjibodas, 1600 m (Schiffner, Renner), Gede, Artja (Schiffner).

**Borneo:** Kinabalu (Clemens).

**Philippinen:** Dapitan (als *L. dapitana* St.).

**Japan:** Tosa (14), Istukushima (Molisch, 1924).

#### 14. *Leptolejeunea rhombifolia* St. (Abb. 22).

Zwar ist der Typus dieser Art eine Pflanze aus Neu-Caledonien (leg. LENORMAND), was ich aber aus diesem Gebiet gesehen habe — Material von LE RAT, das aus dem Herbar E. G. PARIS stammt und

von STEPHANI als *L. rhombifolia* anerkannt wurde, — gehört sicher nicht hierher, sondern gleicht dem Typus von *L. epiphylla* wie ein Ei dem andern. Dagegen besitze ich aus dem Herbar VERDOORN (no. 2841) Exemplare aus Luzon, Mt. Makiling (leg. MERRILL), die von STEPHANI ebenfalls als *L. rhombifolia* bestimmt wurden und tatsächlich ausgezeichnet mit seiner Beschreibung und Abbildung der Pflanze aus Neukaledonien übereinstimmen. Ich stehe daher nicht an, diese Pflanzen

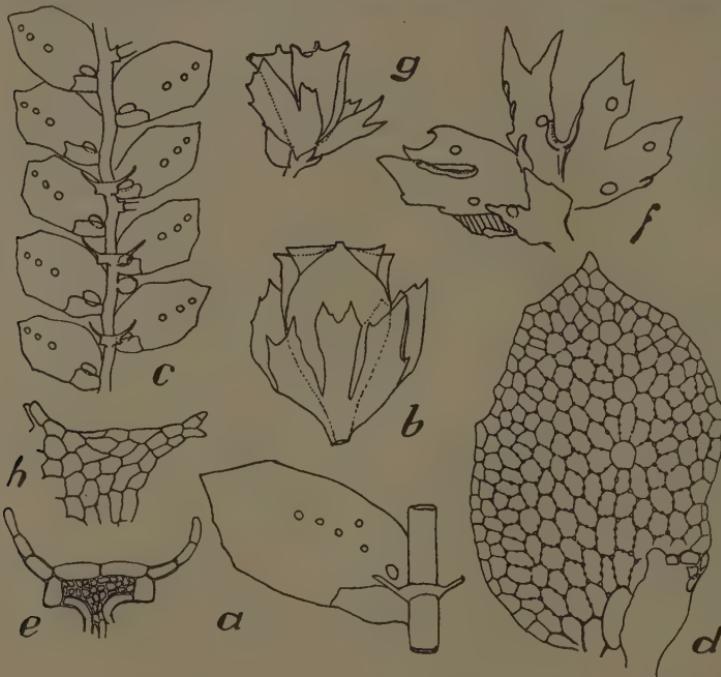


Abb. 22. *Leptolejeunea rhombifolia* St.

a—b Typus, leg. Lenormand, Copie von Stephanis Icones: a Blatt und Amphigastrium, ca. 30/1 (?), b Perianth und Involucrum, ca. 30/1 (?). c—h Philippinen, Polillo: c Stengelstück, ca. 35/1, d Blatt, ca. 130/1, e Amphigastrium, ca. 130/1, f Involucrum, ca. 62/1, g Perianth, ca. 35/1, h Perianthhorn, ca. 130/1.

als echte *L. rhombifolia* anzuerkennen, obwohl sie in ihren Maßen (die Richtigkeit der Angaben in Stephanis Icones angenommen) wesentlich gegenüber der Lenormand'schen Pflanze zurückbleiben (s. Abb. 22 a—b). Sie sind auf jeden Fall durch den Zuschnitt ihrer Blätter recht gut charakterisiert. Sollte es sich herausstellen, daß Stephanis Zeichnung etwa gerade diese Philippinenpflanzen zum Vorbild hatte, obwohl Neu-

Caledonien als Fundort angegeben wird, so wäre die Übereinstimmung vollständig, und es gäbe kein Hindernis, die Philippinenpflanze als Cotypus anzusehen. Solange ich aber die Lenormand'sche Typuspflanze nicht gesehen habe, möchte ich mir über den systematischen Wert dieser Art, die bei weiter Fassung der sehr polymorphen *L. subacuta* auch in diesen Formenkreis eingereiht werden könnte, nicht maßgeblich äußern. Die beigegebene Abbildung gibt darüber Aufschluß, inwieweit sich *L. rhombifolia* — wenigstens die von Stephani anerkannte Philippinenpflanze — mit *L. subacuta* vergleichen läßt.

**15. *Leptolejeunea Massartiana* (Schiffn. nom. sol.) Herz. n. sp.  
(Abb. 23 und 24).**

Dioica videtur; inter generis minores, rosulans, pallide virens, foliicola. Caulis ad 10 mm longus, laxe ramosus, ramis subaequalibus, haud microphyllis, cum foliis ca. 0,8 mm latus. Folia subremota vel densiora, sub angulo ca. 45° patula, asymmetrica, oblongo-ligulata, marginibus parum curvatis, subparallelis, breviter obtuseque oblique apiculata vel obtusiuscula, integerrima, ca. 0,5 mm longa, 0,25 mm lata, cellulae limpidae, apicales et mediae ca. 16×24  $\mu$ , basales ca. 18×36  $\mu$  metientes, trigonis et nodulis intermediis distinctis, in cellulis basalibus seriatis, ocello basali pro folio maximo, ad 56  $\mu$  longo, 27  $\mu$  lato, hya-

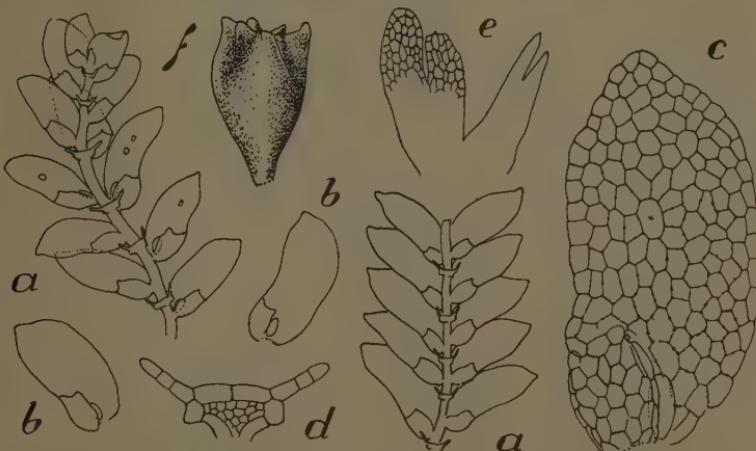


Abb. 23. *Leptolejeunea Massartiana* (Schiffn. nom. sol.) Herz.  
a zwei Stengelstücke, ca. 38/1, b zwei Stengelblätter, ca. 38/1. c Stengelblatt, 135/1,  
d Amphigastrium, 135/1, e Involucralblatt und -amphigastrium, ca. 70/1,  
f Perianth, ca. 38/1.

lino, aliis 1—2 in linea mediana seriatis, minoribus; lobulus folio subtriplo brevior, oblongo-ovatus, recte truncatus, angulo obtuso, carina e basi breviter arcuata substicta, in folii marginem recte excurrente. Amphigastria caulinis minuscula, disco caule vix duplo lato, rectangularis, angulis seta breviuscula, 2—3-cellulari, angusta, late patente armatis. — Folia involucralia cum amphigastrio breviter connata, lobis lobulisque ad  $\frac{1}{3}$  solutis subaequalibus, subligulato-oblongis, obtusis vel truncatis, integerrimis, parum ocellatis, amphigastrio anguste ligulato, sublineari, ad  $\frac{1}{3}$  bifido, laciniis angustis, acutis, porrectis, rima angustissima. Perianthia parva, parum emersa, 0,6 mm longa, 0,45 mm lata, obovoidea, recte truncata, 5-carinata, 5-angulata, angulis breviter triangulatis, subacutis, integerrimis, rostro subnullo.

Sumatra: Sibolangit, 400 m (Docters van Leeuwen), Merapi, 2000 m (Schiffner).

Java: Tjibodas, auf Farn- und anderen Blättern (Massart 1898, Typus!), Poentjak, Megamendong (Massart), Tjiburrum, Ajer panas, 1700—2000 m, G. Geger-bintang, 1500—2000 m (Verdoorn).

Schon SCHIFFNER hat diese Art als neu erkannt und in „Hepaticae Massartiana“ erwähnt, aber nicht beschrieben. Ich habe daher SCHIFFNERS Namen beibehalten. Im Habitus erinnert sie durch die ganzrandigen, länglichen Blätter mit etwas geschwungenen Rändern an eine Miniaturausgabe von *L. foliicola*, ist aber schon durch ihre Zierlichkeit von ihr auf den ersten Blick zu unterscheiden. Die Ocellen sind oft recht undeutlich und nur bei den kräftigsten Blättern zu zweien in der Mittellinie gereiht, sonst auf den großen Basalocellus und eine supramediane kleinere Ocelle beschränkt. Die Amphigastrien haben schmale, einzellreihige und 2—3 Zellen lange Zipfel, sind also durchaus von denen der *L. foliicola* verschieden. In der Perianthform kommt diese Art durch die scharfen, kaum hornförmigen Ecken, in die die 5 Kielfalten auslaufen, der *L. Renneri* sehr nahe.

#### 16. *Leptolejeunea Renneri* Herz. n. sp. (Abb. 24, d—k).

Dioica videtur; minutissima, laxe caespitosa, pallide viridis, foliicola. Caulis ad 10 mm longus, dite ramosus, ramis elongatis, late expansis, cum foliis ca. 0,4 mm latus, arcte repens, rhizodium fasciculis e disco ortis affixus. Folia remota, sub angulo ca. 45° patentia, sicca adscendentia, subconniventia, ad 0,3 mm longa, 0,12 mm lata, e basi angustissima sub lanceolata, acuta, integerrima, marginibus leviter inflexis, facie dorsali inde subcanaliculato-concava; cellulae apicales hexagonae, diametro ca. 18  $\mu$ , mediae et basales  $18 \times 27 \mu$  metentes, parietibus

tenuibus, trigonis et nodulis intermediis subnullis, subhyalinae, limpidae, ocello basali maximo, ad 60  $\mu$  longo, 27  $\mu$  lato, hyalino, ocello altero vel tertio in linea mediana indistincto; lobulus folio subtriplo brevior, in situ protrusus, subovatus, inflatus, subrecte truncatus vel parum emarginatus, angulo obtuse apiculato, carina arcuata, angulatim in

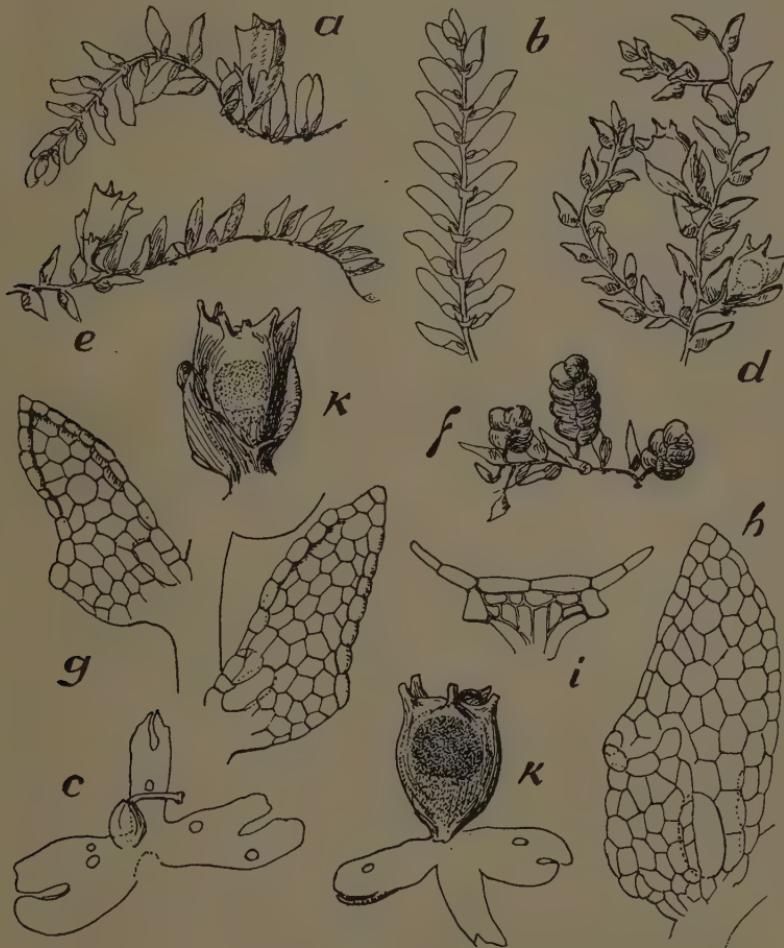


Abb. 24. *Leptolejeunea Massartiana* (Schiffn. nom. sol.) Herz. n. sp.  
 a—c Typus: a Habitus, ca. 24/1, b Steriler Sproß, ca. 24/1, c Involucrum, ca. 50/1.  
 d—k *Leptolejeunea Renneri* Herz. n. sp.: d—f Habitusbilder, ca. 24/1, g zwei Blätter am Sproß von der Dorsalseite, 170/1, h Blatt von der Ventralseite, 170/1,  
 i St. amphigastrium, 170/1, k zwei Perianthe mit Involucrum, ca. 50/1.

marginem folii retractum transiente. Amphigastria parva, disco subtrapezoideo, angulato, setis divergentibus, 2-cellularibus. — Folia involucralia cum amphigastrio breviter connata, laxe ocellata, lobulis lobis subaequalibus, obtusis, integerrimis, amphigastrio oblongo-ligulato, breviter bifido, laciinis angustis, subacutis, subconniventibus. Perianthia subimmersa, ca. 0,4 mm longa, 0,3 mm lata, e basi ovata superne breviter 5-carinata, breviter 5-cornuta, cornubus anguste triangulatis, suberectis, integerrimis, acutis vel truncatulis et bifidulis, rostro brevisimo, a cornubus superato. — Androecia breviter stipitata vel basi vegetativa, bracteolis 2—5-jugis, diandris.

Sumatra: Kota Nopan und Prapat (Renner, 1931).

Ich widme diese hübsche Art meinem Freunde Prof. Dr. O. RENNER, dem ich für die freundliche Überlassung eines reichen Materials von epiphyllen Lebermoosen aus Java und Sumatra zu großem Dank verpflichtet bin. Sie zeichnet sich unter allen Leptolejeuneen neben ihrer Winzigkeit besonders durch ihre schmalen, entfernt stehenden Blätter aus. Charakteristisch ist auch der auffällig abgegliederte Lobulus, an dessen Ende der ventrale Blattrand, statt auszubiegen oder gerade weiterzulaufen, bogig einspringt, so daß zwischen beiden eine kleine Einbuchtung entsteht. Ferner sind eigenartig die nach der Oberseite etwas aufgebogenen Blattränder.

### 17. **Leptolejeunea subrotundifolia** Herz. n. sp. (Abb. 25).

Dioica videtur ( $\delta$  tantum visa). Dense depresso-caespitosa, intricata, inter minores generis, pallide brunnea, sub microscopio vitrea, corticola. Caulis arcte repens, 5—8 mm longus, rhizodium fasciculis e disco paramphigastriali ortis affixus, dite ramosus. Folia sicca haud sursum conniventia, potius horizontaliter expansa, humida planissima, oblique patentia, caulina subsymmetrica, late ovata, 0,5 mm longa, 0,33 mm lata, subacuta vel subobtusa, integerrima, ramea minora, subconformia vel breviora, subrotunda, apice obtusissima, ibique indistincte obtuse denticulata, cellulis apicalibus hexagonis  $20 \times 24 \mu$ , mediis  $24 \times 27 \mu$ , basalibus  $20-24 \times 36-40 \mu$  metentibus, trigonis parvis nodulosis in angulis et medio parietum, ocello basali maximo,  $60 \mu$  longo,  $27 \mu$  lato, ocello mediano nunc obvio minore vel plerumque (in rameis omnino) nullo; lobulus folio subtriplo brevior, ovatus, apice subrecte truncatus vel leviter emarginatus, angulo obtuso, basi inflatus ibique cellulis medianis corrugato-plicatis, carina arcuata, subrecte in folii marginem exeunte. Amphigastria caulina robusta, persistentia, disco

basali parvo caulis latitudinem parum superante, subcuneato, angulis parum vel omnino non prominentibus, cellulis marginalibus vix distinctis, laciniis oblique patulis, 4—5 cellulas longis, basi per 2—3 paria 2 cellulas latis, in setam 1—3-cellularem exeuntibus; ramea minora. — Androecia subsessilia, brevia, bracteolis 4—5-jugis, diandris, amphigastriis — basali unico excepto — nullis. Propagula generis ditissima, foliolis basibus refractis, grosse tridentatis.

West-Borneo: Bei Lebang Hara, auf Rinde (H. Winkler, n. 3032), am Serawai bei Djotta am Dorfzaun (H. Winkler, n. 3028). — Beide wurden in H. WINKLERS „Hepaticae“ (5) irrtümlich als *L. cyclops* Sde Lac. veröffentlicht.

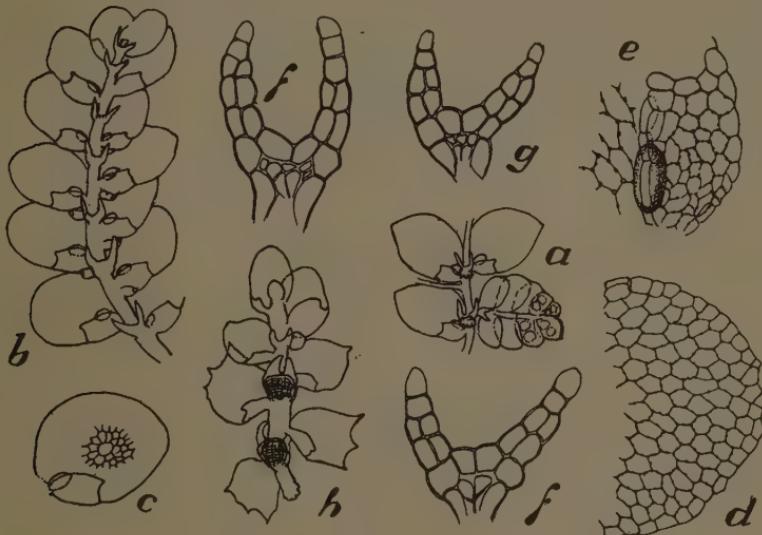


Abb. 25. *Leptolejeunea subrotundifolia* Herz. n. sp.  
a Stengelstück, ca. 25/1, b Ast, ca. 35/1, c St. Blatt, ca. 35/1, d Blattspitze,  
e Lobulus und Basalocellus, f zwei Stengelamphigastrien, g Astamphigastrium,  
alles ca. 130/1, h Brutsprößchen, ca. 70/1.

Abgesehen von der für unsere Gattung ganz außergewöhnlichen Natur des Standortes — Rinde(!) statt lebender Blätter — zeichnet sich die neue Art, die durch ihre symmetrischen, unversehrten Blätter und die Ocellenverhältnisse an *L. Balansae* erinnert, durch die derben Amphigastrien, mit ihren für die Kleinheit recht plumpen Zipfeln und dem gering entwickelten Basaldiscus, wie auch durch die sehr breiten und kurzen, gelegentlich fast rundlich werdenden Blätter bestens aus.

18. *Leptolejeunea serrulata* Herz. n. sp. (Abb. 26).

Dioica videtur; rosulanti-caespitosa, intricata, inter minores gentis, pallide virens, foliicola. Caulis ca. 10—12 mm longus, dite pinnato-ramosus, cum foliis ca. 0,9 mm latus, rhizoidibus fasciculatis affixus. Folia subexplanata, oblique patula, subovata, acuminata, supra medium utrinque laxe serrulata, ca. 0,5 mm longa, 0,25 mm lata, ramalia distincte minora, argutius serrulata; cellulae apicales et mediae ca. 27  $\mu$  longae, 18—20  $\mu$  latae, basales parum majores, trigonis et nodulis intermediis minutissimis in parietibus tenerrimis, ocello basali maximo, elliptico, 75  $\mu$  longo, 25—30  $\mu$  lato, altero ocello mediano minore, in

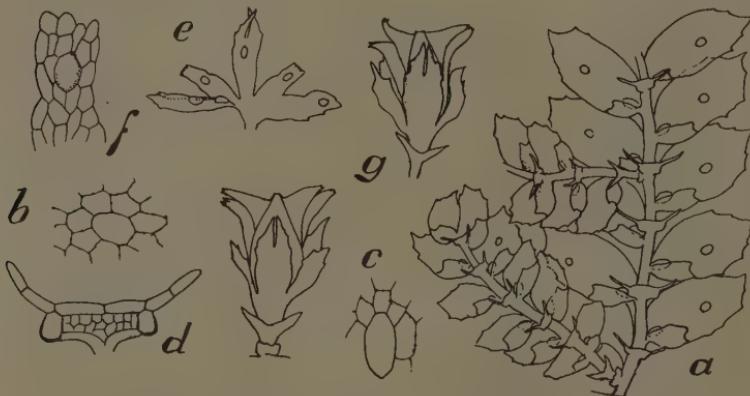


Abb. 26. *Leptolejeunea serrulata* Herz. n. sp.  
a Sproßstück mit Ästen, ca. 38/1, b Medianocellus, 135/1, c Basalocellus, 135/1,  
d Amphigastrium, 135/1, e Involucrum, ca. 38/1, f Involucrallobulus, Spitze, 135/1,  
g zwei Perianthe, ca. 38/1.

rameis saepius nullo; lobulus in foliis caulinis folio triplo vel sub-quadruplo brevior, obovatus, apice leviter emarginatus, angulo obtuso, carina parum arcuata, recte in folii marginem excurrente, in rameis majore, interdum subduplo tantum minore, magis inflato. Amphigastria caulina disco basali caule duplo vel subtriplo latiore, rectangulato, cellulis marginalibus angustissimis limbato, angulis inferioribus acutis, superioribus seta 2-cellulari angustissima, e cellulis elongatis exstructa, late divergente armatis. — Folia involucralia cum amphigastrio breviter connata, lobis angustis, lanceolatis, acutissimis, parum denticulatis, lobulis ad medium solutis, ligulatis, truncatis, apice 4-crenulatis, amphigastrio anguste oblongo, ad  $1/3$  bifido, margine parce denticulato, lobis porrectis, acutissimis; lobis, lobulis amphigastrioque grandiocellatis. Perianthium ca. 0,5 mm longum, 0,4 mm latum, e basi ellipsoidea amoene

5-cornuta, infra cornua parum constricta, cornubus gracilibus, eleganter triangulatis, ascendentibus, apice plerumque bifidulis, rostro brevissimo.—Androecia breviter stipitata, bracteolis 4—5-jugis.

Malakka: Tambeling, Pahang (Corner 1930).

Diese zierliche Art könnte nach ihrem Habitus fast als eine Miniaturform von *L. subdentata* gelten. Die scharfe, aber lockere und etwas unregelmäßige Randzähnung und die scharfe Blattspitze erinnern ebenso wie der Zuschnitt des Involucrums und die allgemeinen Umrisse des Perianthes an diese Art. Die Unterschiede gegenüber *L. subdentata* halten sich aber nicht in Beziehung zu den Proportionen, so daß man etwa an einen direkten Zusammenhang zwischen den Maßen und den übrigen Merkmalen denken könnte, sondern bewegen sich in ganz anderer Richtung. Sie betreffen vielmehr ganz unabhängig davon die Form der Blätter und Amphigastrien, sowie auch die Ocellenverhältnisse. Das mag aus folgender Gegenüberstellung hervorgehen:

*L. subdentata.*

1. Blätter größer, unsymmetrisch, gegen die Basis keilförmig verschmäler, größte Breite in  $\frac{2}{3}$  der Länge und hier eckig vorspringend.
2. Ocellen undeutlich und zerstreut oder fehlend, auf keinen Fall median.
3. Amphigastrienzipfel kurz, plump, oft stumpf endend, 2 zellreihig (Typus der *L. foliicola*).

*L. serrulata.*

- Blätter kleiner, ziemlich symmetrisch, eiförmig, größte Breite in der Mitte, gegen die Basis nicht keilförmig.
- 1 Medianocellus vorhanden.
- Amphigastrienzipfel schmal und spitz, 1 zellreihig.

Eine natürliche, wenn auch nicht ganz scharf abgegrenzte Gruppe in der Gattung bilden die Arten, die sich um *L. truncatifolia* St. scharen. Drei davon: *L. ligulata*. *L. picta* und *L. punctata* werden hier erstmalig beschrieben, während *L. amphiophthalma* Zwickel in Annales Bryologici l. c. aufgestellt wurde.

Ihre Zusammengehörigkeit beweisen die 5 Arten in folgenden Punkten: 1. sind ihre Blätter stets ganzrandig und mehr oder weniger stumpf, meist ziemlich kurz und breit, wenig unsymmetrisch, 2. ist das Zellnetz durch meist derbe, straffe Wände ohne die kräftigen knötchenartigen Eck- und Medianverdickungen der übrigen Leptolejeuneen ausgezeichnet, 3. sind neben dem Basalocellus und den Ocellen der medianen Reihe noch unregelmäßig über die Blattfläche zerstreute Ocellen vorhanden, deren Inhalt gewöhnlich braun ist und von dem wasserhellen Blattzellnetz deutlich absticht.

Eine Art, *L. ligulata* Herz., bildet durch ihre besonders weiten Blattzellen und deren deutliche Wandknötchen einen Übergang zu den Leptolejeuneen der Gruppe A. Ich rechne sie zur Abteilung B nur deswegen, weil sie von allen Arten die nächsten Beziehungen zu *L. truncatifolia* aufweist.

Über die Unterschiede der Arten gibt der Schlüssel (s. S. 386) die kürzeste Auskunft.

### 19. *L. truncatifolia* St. (Abb. 27).

Die Beschreibung STEPHANIS, in der bereits die Kleinheit der Apicalzellen ( $14 \times 14 \mu$ ) hervorgehoben wird, wäre noch dahin zu

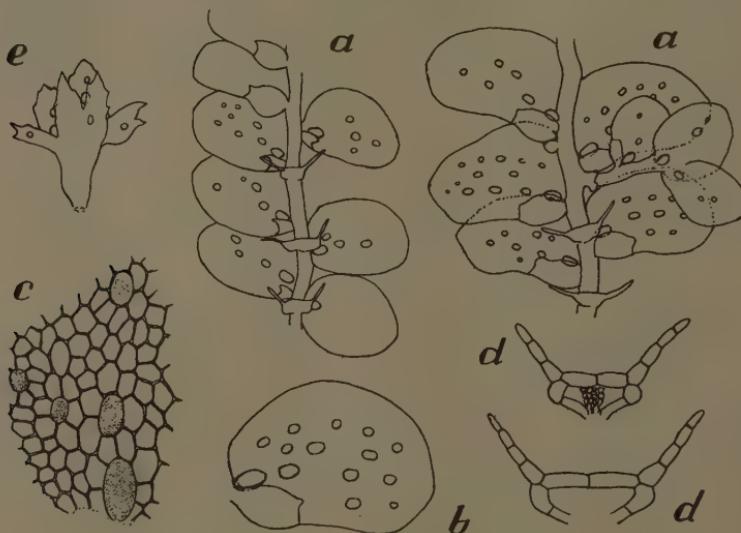


Abb. 27. *Leptolejeunea truncatifolia* St. (Typus).  
a zwei Sproßstücke, ca. 35/1, b Blatt, ca. 70/1, c Blattzellnetz mit 5 Ocellen, ca. 130/1,  
d zwei Amphigastrien, ca. 130/1, e Involucrum, ca. 35/1.

erläutern, daß diese für *Leptolejeunea* auffallend kleinen Zellen sich bis zur Blattbasis hin über einen so breiten Randstreifen erstrecken, daß nur ein enges Mittelfeld für die weiten Zellen von  $18 \times 27 \mu$  übrig bleibt. Nicht erwähnt werden von STEPHANI die über die Blattfläche zerstreuten Ocellen, obwohl sie am Typusexemplar deutlich zu erkennen sind. Die Abbildung gibt nicht einmal die gereihten Ocellen der Mittellinie wieder. Charakteristisch sind noch die sehr langen und schmalen

Amphigastrienzipfel, die aus bis zu 5 lang gestreckten Zellen bestehen können und straff abstehen.

Diese anscheinend seltene Art ist bisher nur von den Philippinen bekannt geworden. Sie ist von dort durch zwei Sammler belegt. Die Fundorte sind im einzelnen:

Philippinen: ohne nähere Fundortangabe, leg. R. C. Mc Gregor 1909 (Typus in herb. Philippin.), insula Polillo (Merill, no. 10570).

## 20. *Leptolejeunea ligulata* Herz. n. sp. (Abb. 28).

Sterilis; e majoribus generis, caespitoso-rosulans, pallide virens, foliicola. Caulis ad 12 mm longus, cum foliis ca. 1,3 mm latus dite bipinnatim ramosus, rhizodium fasciculis affixus. Folia distiche explanata, late, sub angulo ca. 80°, patentia, contigua, subsymmetrica, late ligulata, apice obtusissima, rotundata vel oblique acutata, immo brevissime obtuse apiculata, integerrima, margine antico basi breviter truncato; cellulae marginales ca. 15 × 15 μ, apicales hexagonae, diametro ca. 25 μ, mediae 27 × 40 μ, basales 30 × 50 μ metientes, trigonis et nodulis intermediis minutissimis, in cellulis basalibus seriatis, ocello basali maximo, ca. 75 μ longo, 40 μ lato, aliis minoribus in linea mediana folii partis superioris seriatis 2—3, ceteris paucis minusculis, irregulariter distributis, omnibus substantia pallide brunnea repletis; folia ramea et ramulina sensim minora, tamen conformia, praeter ocellum basalem ocellis 2 seriatis praedita; lobulus folii caulini folio subtriplo vel subquadruplo brevior, obovatus, inflatus, apice emarginatus, angulo obtuso, carina parum arcuata, stricte in folii marginem excurrente. Amphigastria magna, disco basali caule duplo latiore, rectangulato, angulis seta longa, late patente, 4-cellulari, angustissima armatis. — Cetera nulla.

Malakka: Tambeling, Pahang (Corner 1930).

Diese neue Art ähnelt in hohem Maße *L. truncatifolia* durch Blattform, Ocellenverteilung und Amphigastrien, wie auch durch den allgemeinen Habitus. Man könnte danach versucht sein, an eine Varietät der *L. truncatifolia* zu denken. Dem steht aber das Blattzellnetz entschieden entgegen. Während nämlich bei *L. truncatifolia* längs des B.vorderrandes ein breiter Streifen auffallend kleiner Zellen verläuft und die typischen weiten Zellen nur in einem sehr eingeengten Mittelfeld erscheinen, sind bei *L. ligulata* längs des Vorderrandes nur 1—2 Reihen kleiner Zellen vorhanden, während das übrige Blatt fast ausschließlich von außergewöhnlich weitmaschigen Zellen aufgebaut wird. Ferner sind bei *L. ligulata* Zellecken und -wände mit deutlichen Knötchen versehen, während dieselben bei dem sehr viel dichteren

und straffwandigeren Zellnetz der *L. truncatifolia* nur eben angedeutet sind. Wenn man nach diesem letzteren Merkmal unsere Art auch eher in die Abteilung A der Gattung einreihen müßte, so ist doch die enge Beziehung zu *L. truncatifolia* zu offenbar, als daß wir die beiden Arten durch Unterbringung in verschiedenen Sektionen trennen dürften.

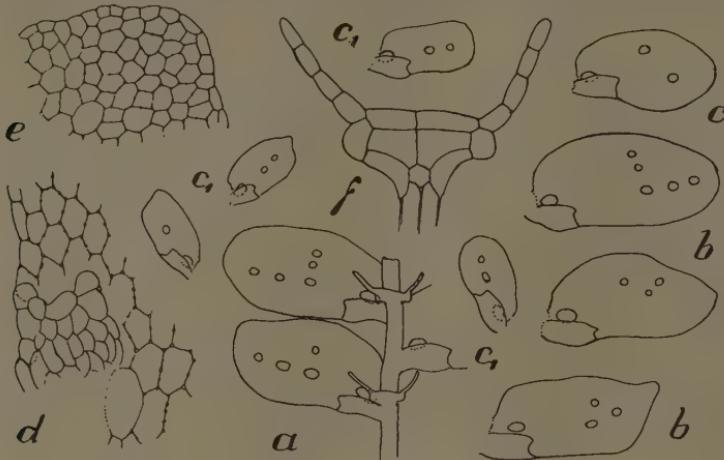


Abb. 28. *Leptolejeunea ligulata* Herz. n. sp.

a Stengelstück mit 2 Blättern und Amphigastrium, ca. 38/1, b drei Stengelblätter, ca. 38/1, c und c<sub>1</sub> Astblätter 1. und 2. Ordnung, ca. 38/1, d Lobulus und Basalocellus, 135/1, e Blattspitze, 135/1, f Stengelamphigastrium, 135/1.

Es gehen eben höchst selten alle Merkmale in einem Schlüsselschema glatt auf.

### 21. *Leptolejeunea picta* Herz. n. sp. (Abb. 29).

Sterilis; minutissima, brunnea, appressa, foliicola. Caulis ca. 3—4 mm longus, parum ramosus, cum foliis ca. 0,4 mm latus, dense foliosus, optime complanatus. Folia caulina et ramalia imbricata, oblique (sub angulo ca. 40°) patula, antice caulem tegentia, ad 0,25 mm longa, ca. 0,20 mm lata, subovata, obtusissima, integerrima; cellulae apicales ca. 20×24 μ, mediae et basales ca. 18×30μ metientes, subhyalinae, trigonis nullis, nodulis in medio parietum rarissimis, ocellis basalibus binis, oblique geminatis, maximis, angustis, 20—25 μ latis, 60—80 μ longis, substantia brunnnea oleosa repletis, ocellis aliis in medio folio 2—5 distributis, minoribus, substantia simili notatis, inde folia maculis magnis valde distinctis brunneo-picta, valde memorabilia; lobulus pro folio magnus, vix duplo brevior, subovoideus, apice emarginatus, angulo

obtuso, carina parum arcuata, in folii marginem recte excurrente. Amphigastria caulina et ramalia gracilia, disco basali subtrapezoideo optime definito, angulis inferis acute prominentibus, angulis superis seta brevi, 2-cellulari, porrecta armatis, fasciculo rhizoidium bene evoluto. Folia involucralia cum amphigastro breviter connata, lobis lobulisque anguste bifidis lanceolatis, margine ubique laxe fimbriolatis, amphigastro ligulato, ad medium fere bifido, similiter fimbriolato, ocellis distributis.

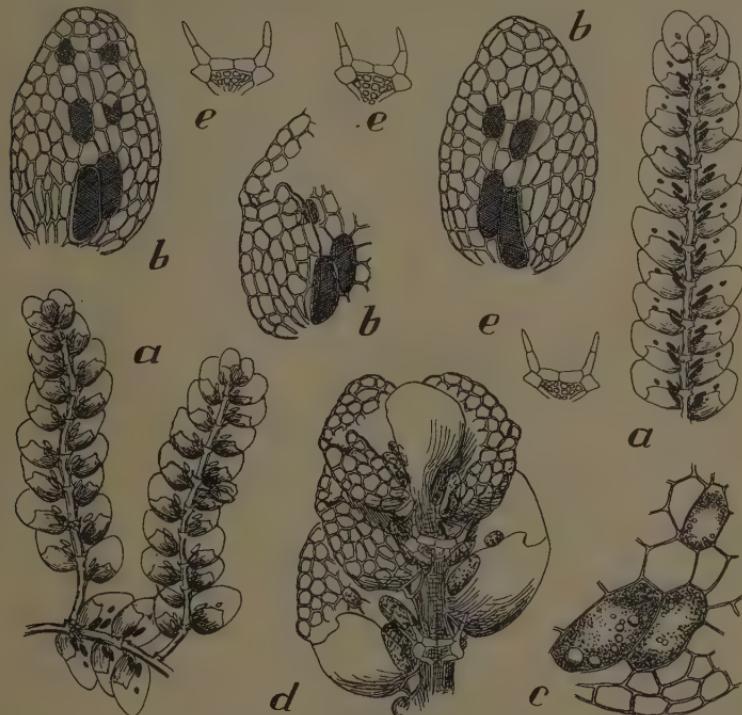


Abb. 29. *Leptolejeunea picta* Herz. n. sp.

a zwei Sproßstücke, ca. 35/1, b zwei Blätter, ca. 130/1, b B.basis mit Lobulus, ca. 130/1, c Zwillingssocellen der B.basis, ca. 260/1, d Spitze eines differenzierten (Bruch-?)ästchens, ca. 130/1, e drei Amphigastrien, ca. 130/1.

**Sumatra:** Prapat, auf Farnblättern, mit anderen Epiphyllen, wie *Leptolejeunea Massartiana*, *Taeniolejeunea spec.*, *Strigula spec.* etc., leg. O. Renner (no. 264 und 286, Typus!); Gouv. S. O. K., mm. Sibajak, Dg. Singkoet, 1300 bis 1600 m (Verdoorn 1930).

Diese schöne Art lässt sich nach der Anordnung ihrer Ocellen nur mit *L. amphiophthalma* Zwickel vergleichen, die aber außer den

beiden großen Zwillingsocellen der Blattbasis darüber noch einen dritten Großocellus besitzt und außerdem merkwürdigerweise auch die Dilatationszellen der Ampigastrien als Ocellen ausgebildet hat. Hinzu kommen für *L. amphiophthalma* längere, schmälere Blätter.

**22. *Leptolejeunea punctata* Herz. n. sp. (Abb. 30).**

Monoica; inter majores generis, caespitosa, repens, viridi-brunnea, foliicola. Caulis ad 10 mm longus, cum foliis ca. 1 mm latus, dense breviter ramosus, dite fructiferus. Folia contigua, subexplanata, ca. 0,5 mm longa, 0,28 mm lata, subsymmetrica, e basi angustissima ovali-oblonga vel obovato-oblonga, obtusiuscula vel breviter apiculata, integerrima

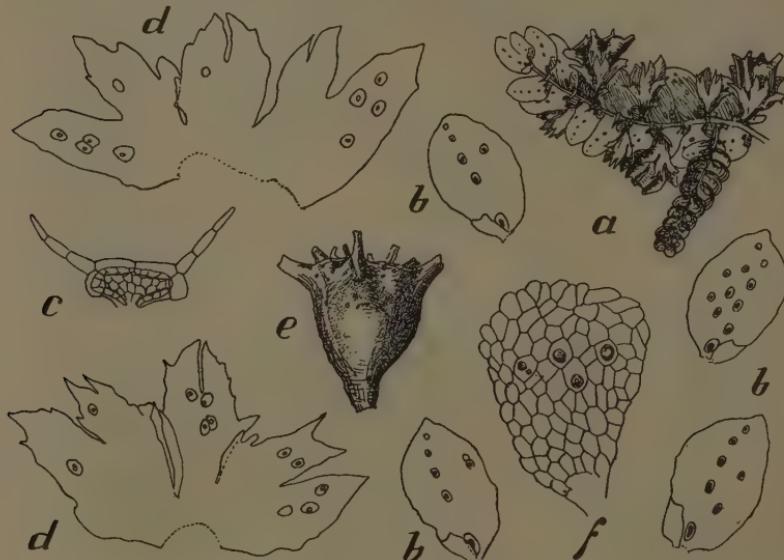


Abb. 30. *Leptolejeunea punctata* Herz. n. sp.

a Sproßstück mit zwei Perianthien und einem Androeceum, ca. 20/1, b vier Blätter, ca. 35/1, c Amphigastrium, ca. 130/1, d zwei Involucren entfaltet, ca. 70/1, e Perianth, ca. 35/1, f ♂ Bracteole, ca. 130/1.

vel indistincte remote denticulata; cellulae apicales hexagonae, diametro ca. 20  $\mu$ , basales ca.  $20 \times 27 \mu$  metientes, trigonis et nodulis intermediis ubique subnullis, ocello basali ca. 60  $\mu$  longo, 22  $\mu$  lato, aliis minoribus in folio distributis (3—7), substantia oleosa, guttam globosam efformante repletis, inde folia amoene brunneo-punctata; lobulus folio triplo vel subquadruplo brevior, obovoideus, apice recte truncatus angulo obtuse apiculato vel obtuso, parum inflatus, carina parum arcuata, recte

in folii marginem excurrente. Amphigastria caulina disco basali cauli subtriplo lato, subrectangulato, humili, angulis seta angusta, 3-cellulari, late divergente armata. — Folia involucralia cum amphigastrio breviter connata, lobis lobulisque lanceolatis, acutis, varie denticulatis, ut et amphigastrium rima angustissima bifidum laxe ocellata. Perianthia folia caulina yix superantia, late obpyramidata, truncata, 5-cornuta, cornubus brevibus, subhorizontaliter patentibus vel apicibus ascendentibus, anguste truncatis vel acutis vel bifidulis, rostro valido, ocellis crebris parvis brunneo-punctata. — Androecia breviter stipitata elongata, bracteolis ad 16-jugis, diandris, ocellatis, marginibus minutissime denticulatis. — Ramuli microphylli propaguliferi adsunt.

Sumatra: Panti (Jacobson).

Diese hübsche neue Art gehört nach Zellnetz- und Ocellenverteilung in die Verwandtschaft von *L. truncatifolia*, ist aber durch den einhäusigen Blütenstand, die Blattform und andere kleine Einzelheiten bestens unterschieden.

### 23. *L. amphiophthalma* Zwickel in Ann. Bryol. VI.

Die von ZWICKEL l. c. aufgestellte merkwürdige Art ist weder in meinem Herbar noch in meiner Präparatensammlung mehr aufzufinden, so daß ich leider keine Stellung dazu nehmen kann. Ich fürchte, daß das spärliche Material bei der chemischen Untersuchung der Ocellen vom Autor verbraucht wurde und jetzt nur noch die Abbildung l.c. von ihrer Existenz Zeugnis ablegt. Eine Notiz mit genauerer Fundortsangabe fehlt leider ebenfalls. Nach ZWICKELS Zitat stammt sie aus der von HANS WINKLER aus Borneo mitgebrachten Sammlung. Die angeführte Nummer ist aber offenbar falsch abgeschrieben, denn diese gibt es in der Sammlung nicht. Infolgedessen ist auch eine weitere Nachforschung nach der nur spärlichst in einem Gemisch von Epiphyllen enthaltenen Pflanze aussichtslos. Ihre Wiederauffindung muß daher dem Zufall überlassen bleiben.

Sie dürfte, wenn wir von der seltsamen Ausgestaltung der Amphigastrien mit Ocellen absehen, der *L. picta* am ähnlichsten sein. Namentlich die bei beiden Arten gepaarten Basalocellen sind sehr auffallend und beinahe völlig übereinstimmend. Nach der Zeichnung von ZWICKEL sind die Blätter der *L. amphiophthalma* länger und schmäler als die von *L. picta*. Sehr eigenartig erscheinen nach eben dieser Zeichnung auch die Amphigastrien durch ihre ungewohnte Discusform. Ich vermute aber, daß die Abbildung nicht ganz korrekt ist, indem das kleinzellige Mittelfeld nicht durch eine besondere Abgrenzung-

linie als „Paramphigastrum“ kenntlich gemacht wurde und nun, weil es ganz den Discus bedeckt, in der gleichen Ebene mit den Zipfeln zu liegen scheint. So sieht es nun aus, als ob die Zipfel einem quer-ovalen Discus entsprägen, während sie in Wirklichkeit unter dem Paramphigastrum herauskommen. Die Amphigastrumform verbirgt sich also unter dem schildartig breiten „Paramphigastrum“, nur die Zipfel schauen darunter hervor.

### Literaturverzeichnis.

- 1) DEGENKOLBE, W., Brutorgane bei beblätterten Lebermoosen. Ann. Bryol. **10** (1937). — 2) EVANS, A. W., Hepatics of Puerto Rico. I. The species of *Leptolejeunea* including an account of their vegetative reproduction. Bull. Torrey Bot. Club **20** (1902). — 3) HERZOG, TH., Studien über *Drepanolejeunea* I. Ann. Bryol. **3** (1930). — 4) Ders., *Hepaticae philippinenses* a cl. C. J. Baker lectae. Ann. Bryol. **4** (1931). — 5) Ders., „Hepaticae“ in H. Winklers Borneopflanzen (Mitt. aus d. Inst. f. Allg. Botanik in Hamburg, **7**, Heft 3 (1931). — 6) MITTEN, W., „Hepaticae“ in Seemann, Flora Vitiensis, London 1865—1873. — 7) SCHIFFNER, V., Conspectus Hepaticarum Archipelagi indici. Batavia 1898. — 8) Ders., Expositio plantarum in itinere suo indicō annis 1893/94 suscepto collectarum, ser. 1 und 2. Denkschr. Math. Naturw. Cl. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien, **67** und **70** (1898/99). — 9) Ders., Über exotische Lebermoose, hauptsächlich aus Java, Amboina und Brasilien. Nova Acta k. Leop. Carol. D. Ak. d. Naturf. **60**, no. 2 (1893). — 10) Ders., Hepaticae Massartianae. Hedwigia **39** (1900). — 11) Ders., „Hepaticae“ in „Die Natürl. Pflanzenfamilien“ von A. Engler u. K. Prantl, I. Teil, Abtlg. 3, 1909. — 12) Ders., Über epiphylle Lebermoose aus Japan nebst einigen Beobachtungen über Rhizoiden, Elateren und Brutkörper. Ann. Bryol. **2** (1929). — 13) SPRUCE, R., Hepaticae of the Amazon and of the Andes of Peru and Ecuador. London 1885. — 14) STEPHANI, F., Species Hepaticarum. Bull. et Mém. de l'Herbier Boissier, Genf u. Basel 1900—1924, und Handzeichnungen (Icones) hierzu. — 15) Ders., Die Gattung *Lejeunea* im Herbarium Lindenbergs. Hedwigia **29** (1890). — 16) Synopsis Hepaticarum. Hamburg 1844. — 17) ZWICKEL, W., Studien über die Ocellen der Lebermoose. Beih. Bot. Centralbl. Abtlg. 1, **49** (1932). — 18) Ders., Verbreitung der Ocellen bei den Lebermoosen. Ann. Bryol. **5** (1932). — 19) Ders., Zwei neue Gattungen, einige neue Arten und Umstellungen bei den Lejeuneaceen. Ann. Bryol. **6** (1933).

# Beiträge zum Kompaßpflanzenproblem und einigen verwandten Problemen.

Von Paul Filzer.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit 1 Abbildung im Text.

Obschon seit der ersten Veröffentlichung über Kompaßpflanzen durch ALVORD (1849) bald ein Jahrhundert vergangen ist, hat das damit in die Botanik eingeführte Problem seither nichts von seinem ursprünglichen Reiz eingebüßt, im Gegenteil, es hat durch die in neuerer Zeit erfolgte Auffindung von (allerdings etwas problematischen) „transversalen“ Kompaßpflanzen durch STOCKER (1926), sowie einer „Gnomonpflanze“ (*Aster Linosyris*) durch HUBER (1934) eine wesentliche Bereicherung erfahren. Der Stand unserer heutigen Kenntnisse ist von HUBER (1935) zusammengefaßt worden.

Zu näherer Beschäftigung mit dem Kompaßpflanzenproblem veranlaßten mich Untersuchungen über das Mikroklima von Bestandesrändern und Baumkronen, über die ich 1938 berichtete, und in welchen naturgemäß die physiologischen und ökologischen Rückwirkungen der Exposition eine große Rolle spielten. Es ergab sich dabei die Frage, ob einige der in der erwähnten Arbeit niedergelegten Befunde auch bei Kompaßpflanzen ihre Parallele finden. Da nun *Lactuca Scariola*, die Kompaßpflanze STAHL (1882), in der Umgebung Tübingens nicht selten an Südhängen vorkommt und in den meisten Fällen — im Gegensatz zu den im Botanischen Garten gezogenen Exemplaren — schöne Kompaßstellung zeigt, so ergab sich Gelegenheit, an ihr einige Untersuchungen anzustellen. Weitere Messungen wurden an *Iris*-Arten des Botanischen Gartens ausgeführt, die zwar keineswegs Kompaßstellung der Blätter zeigten — *Iris Pseudacorus* ist nach ERMAN (1926), *Iris germanica* nach SCHANDERL (1930) unter extremen Bedingungen hierzu befähigt —, aber zur Klärung allgemeiner Fragen dienen konnten.

Was mich an *Lactuca Scariola* interessierte, war vor allem der Bau der Blätter in Abhängigkeit von ihrer Orientierung, also die Frage, inwieweit die Dorsiventralität des horizontalen Blattes bei Einordnung in die vertikale NS-Ebene in Äquifazialität übergeht. Daß letztere mindestens äußerlich nicht erreicht wird, ergibt sich schon daraus, daß es keinerlei Schwierigkeiten bereitet, bei den Blättern mit Kompaßstellung jeweils

zu entscheiden, ob die Blattoberseite nach Osten oder Westen gewendet ist: habituell unterscheiden sich beide Blattseiten stets deutlich, vor allem durch die Bestachelung der Hauptrippe auf der Blattunterseite.

Die Frage ist nun, ob auch anatomisch die Dorsiventralität in den Profilblättern gewahrt bleibt oder ob und in welchem Maße sie einem äquifazialen Bau Platz macht. Als bequemes Mittel für die quantitative Festlegung der Angleichung beider Blattseiten aneinander bot sich die Spaltöffnungszahl der Epidermis an. Sie ist, wie die Messungen an horizontalen Blättern von Pflanzen des Botanischen Gartens ergaben, auf der Blattoberseite geringer als auf der Unterseite. Im Mittel von 13 Messungen ergaben sich<sup>1)</sup>

für die Blattoberseite  $70 \pm 2$

für die Blattunterseite  $130 \pm 4$  Spaltöffnungen.

Für die vertikal in die NS-Ebene eingeordneten Blätter ergab sich in insgesamt je 39 Auszählungen an Ober- und Unterseite von 10 Blättern

für die Blattoberseite  $96,7 \pm 1,2$

für die Blattunterseite  $103,3 \pm 1,5$ .

Es zeigt sich also, daß die Profilstellung zu einer sehr weitgehenden Angleichung der Spaltöffnungszahlen der beiden Blattseiten geführt hat, es ist annähernd Äquifazialität hergestellt worden. Allerdings nicht völlig: die Oberseite besitzt auch jetzt noch einige Spaltöffnungen weniger als die Unterseite, die Differenz liegt außerhalb der Grenzen des 3 fachen mittleren Fehlers (6,6 gegenüber 5,7).

In diesem Befund liegt zugegebenermaßen nichts Besonderes; die Tatsache, daß senkrechte Orientierung der Blattflächen zu Äquifazialität führt, ist bekannt genug, und höchstens der Nachweis, daß der ursprüngliche Charakter von Ober- und Unterseite nicht nur im Aussehen beider Seiten, sondern auch im anatomischen Charakter eben noch zum Vorschein kommt, war nicht ohne weiteres zu erwarten.

---

1) Da der absolute Betrag der Spaltenzahl pro Flächeneinheit der Ober- und Unterseite von der Insertionshöhe des Blattes stark abhängt, andererseits aber tunlichst Blätter verschiedener Insertionshöhe untersucht werden sollten, wurden zur Schaffung vergleichbaren Zahlenmaterials die an dem jeweils untersuchten Blatt ermittelten Spaltöffnungszahlen mit dem Faktor  $\frac{100}{m}$  multipliziert, in dem m das arithmetische Mittel aus dem Mittelwert aller an demselben Blatt festgestellten Spaltöffnungszahlen der Oberseite und dem entsprechenden Mittelwert der Unterseite darstellt. — Wie ich nachträglich feststellte, hat schon HENTIG (Botanisches Centralblatt 1882, 12, 415 ff.) in ähnlicher Weise das Verhältnis der Spaltöffnungszahlen von Ober- und Unterseite der Blätter (er nennt es „Index stomatum“) zur Charakterisierung der Isolateralität vertikal orientierter Blätter verwendet, er findet z. B. für *Eucalyptus Globulus* 0,949 (56 : 59), *E. rostrata* 0,97, *Melaleuca styphelioides* 1,077, für *Lactuca Scariola* jedoch nur 0,5—0,85, während unsere eigenen Zählungen, im „Index stomatum“ ausgedrückt, für die horizontalen Blätter 0,54, für die vertikalen 0,936 ergaben.

Aber die Dinge sind doch noch etwas interessanter, nämlich dann, wenn man darauf achtet, ob die Blattoberseite durch die Einordnung des Blattes in die Meridianebene jeweils nach Osten oder nach Westen sieht. Beide Fälle sind, soweit ich mich darüber orientiert habe (es wurden keine eingehenden Zählungen angestellt) gleich häufig. Die oben erwähnten je 39 Auszählungen für Ober- und Unterseite enthalten 18 Bestimmungen an Blättern, welche ihre Oberseite dem Osten zuwandten, 21 sind Auszählungen an Blättern mit nach Westen orientierter Oberseite.

Für die ersteren, also für die Blätter mit Oberseite nach Osten, ergaben sich im Mittel

$$\begin{aligned} \text{für die Oberseite} & 100,4 \pm 1,8 \\ \text{für die Unterseite} & 99,6 \pm 1,9, \end{aligned}$$

für die Blätter mit Oberseite nach Westen entsprechend

$$\begin{aligned} \text{für die Oberseite} & 93,9 \pm 1,7 \\ \text{für die Unterseite} & 106,1 \pm 2,0 \text{ Spaltöffnungen}. \end{aligned}$$

Wir sehen also, daß die Äquifazialität, ausgedrückt durch die Spaltöffnungszahl, bei den Blättern mit Orientierung der Blattoberseite nach Osten hundertprozentig erreicht ist, während die Blätter mit Oberseite nach Westen noch deutliche Überbleibsel des dorsiventralen Blattbaus der horizontal orientierten Blätter aufweisen (der Unterschied in den Spaltöffnungszahlen von Ober- und Unterseite der Blätter mit Westorientierung der Oberseite ist mit 12,2 gegenüber dem 3 fachen mittleren Fehler mit 7,9 gesichert).

Wie erklärt sich dieser eigenartige Befund?

Hier verzahnt sich das Kompaßpflanzenproblem mit einem anderen, das ich in meiner eingangs erwähnten Arbeit (1938) das „Ost-West-Problem“ genannt hatte. Es konnte damals gezeigt werden, daß an Bestandsrändern und Baumkronen vielfach die Blätter der Westseite nicht nur in ihren anatomischen (Oberflächenentwicklung, Nervaturdichte), sondern auch in physiologischen Charakteren (Transpiration, Dürreresistenz, Lage des Kompensationspunktes, Chlorophyllgehalt usw.) den Südblättern, die Ostblätter den Nordblättern gleichen, daß die Westblätter also Sonnenblatt-, die Ostblätter Schattenblattcharakter besitzen, obschon der Lichtgenuss in beiden Fällen gleich hoch ist. Damit war bewiesen, daß die auf den Westrand einfallende Strahlung — obschon zahlenmäßig nicht größer, sondern (infolge durchschnittlich stärkerer Bewölkung am Nachmittag) eher geringer als die Strahlung von Osten — ungleich stärkere physiologische Wirkungen zeitigt. Die Erklärung hierfür wurde in dem Umstand gefunden, daß der Genuß von direkter Strahlung das eine Mal — beim Ostblatt — auf ein noch wassergesättigtes Protoplasma bei niederen Lufttemperaturen trifft,

während er das andere Mal, im Falle des Westblattes, auf ein Blatt einwirkt, das bei höchsten Luft- und Organtemperaturen in der Periode stärkster Anspannung des Wasserhaushaltes steht.

Ganz Entsprechendes liegt nun aber auch im Falle von *Lactuca Scariola* vor, nur daß es sich dieses Mal nicht um ganze Blätter, sondern um Blattseiten handelt. Im horizontal orientierten Blatt entspricht dem auf die Blattoberseite einwirkenden starken Oberlicht eine geringe (70), dem schwachen Unterlicht eine hohe Spaltöffnungszahl (130). Im vertikal orientierten Blatt mit Oberseite nach Westen entspricht der „physiologisch stärkeren“ (aber nur physiologisch stärkeren) Strahlung ganz in Übereinstimmung mit dem vorhergehenden die (relativ) geringere (94), dem „physiologisch schwächeren“ Ostlicht die größere Spaltöffnungszahl (106). Im Falle des Vertikalblattes mit Oberseite nach Osten drückt die physiologisch stärkere Weststrahlung die Spaltöffnungszahl der ihr zugewandten Unterseite relativ noch weiter herab, die Oststrahlung treibt die Spaltöffnungszahl auf der Oberseite relativ noch etwas in die Höhe, so daß praktisch beide Seiten gleiche Spaltöffnungszahlen besitzen. Man kann also sagen, daß im letzteren Falle der Unterschied in der physiologischen Wirksamkeit von West- und Oststrahlung eben groß genug ist, um den letzten Rest von dorsiventraler Tendenz im Blatte bzw. in seinen beiden Epidermen auszulöschen.

Interessant an diesem Ergebnis scheint mir — abgesehen von dem erneuten Hinweis auf das Vorhandensein des „Ost-West-Problems“ überhaupt — zu sein, daß sich die verschiedene physiologisch-anatomische Wirksamkeit von Ost- und Weststrahlung auch in den Teilen einer und derselben Blattspreite bemerkbar macht. Man hätte von vornherein ja auch annehmen können, daß das profilgestellte Blatt die direkte Vormittagsstrahlung von Osten und die Nachmittagsstrahlung von Westen addiert und mit einer einheitlichen Reaktion beider Seiten beantwortet hätte. Das wäre dann darin zum Ausdruck gekommen, daß das von uns zunächst ermittelte Verhältnis der Spaltöffnungszahlen von 96,7 : 103,3 bei Exposition der Oberseite sowohl nach Osten wie nach Westen eingehalten worden wäre. Der tatsächliche Ausfall der Messungen läßt also vermuten, daß in den Profilblättern von *Lactuca Scariola* ein Strahlungsabfall und mit ihm verbunden ein Temperatur- und Hydraturgefälle vorliegt, daß vor allem das letztere Gefälle nachmittags schärfer heraustritt und damit die nach Westen gekehrte Blattseite, sei es Ober-, sei es Unterseite, stärker beeinflußt als die Ostseite.

Daß aber die Dinge durchaus nicht immer wie bei *Lactuca* liegen, beweisen Messungen an *Iris*-Blättern des Botanischen Gartens. Es wurden

im Frühjahr 1937 und 1938 Spaltöffnungszahlen zunächst an solchen Blättern bestimmt, welche die eine ihrer Breitseiten nach S, die andere nach N wandten. Dabei ergab sich für den unteren gespaltenen Blattteil, das Unterblatt, in je 10 Bestimmungen folgendes Verhältnis:

Spaltöffnungszahl der Nordseite  $90 \pm 2,4$

Spaltöffnungszahl der Südseite  $110 \pm 2,4$ .

Das entspricht der Regel, daß von 2 Blättern derselben Spezies das unter extremen Bedingungen aufgewachsene die größere Spaltöffnungszahl besitzt, nur daß dieses Mal die Regel auf Teile eines Blattes angewandt wird.

Führt man nun aber gleiche Bestimmungen im oberen kompakten Teil des Blattes durch, so ergibt sich als Resultat von je 9 Bestimmungen:

Nordseite =  $100,4 \pm 1,1$ , Südseite =  $99,6 \pm 1,1$ .

Im Oberblatt von *Iris* findet also im Gegensatz zum Unterblatt die Verschiedenheit des Strahlungsgenusses der beiden Seiten in den Spaltöffnungszahlen keinen Ausdruck, das Oberblatt reagiert als Einheit, die anatomische Isolateralität wird in diesem Falle auch bei ungleicher Bestrahlung der beiden Seiten beibehalten.

Gibt es nun eine Erklärungsmöglichkeit dafür, daß das Blatt von *Lactuca* in Profilstellung die doch leichte physiologische Verschiedenheit des Lichtgenusses von Ost- und Westseite in der jeweiligen Zahl der Spalten widerspiegelt, während das Oberblatt von *Iris* nicht einmal die Fähigkeit besitzt, auf den starken Unterschied von Süd- und Nordstrahlung entsprechend zu reagieren?

Die Erklärung hierfür kann vielleicht darin gesucht werden, daß es sich bei *Lactuca* um ein seiner Anlage nach dorsiventrales Blatt handelt, dessen beide Seiten, Ober- und Unterseite, mit anatomischer Plastizität ausgerüstet sind. Das Oberblatt von *Iris* hingegen ist von vornherein unifazial angelegt, es stellt, wie GOEBEL (1913) und TROLL (1932) darlegen, eine Weiterbildung der Vorläuferspitze dar, wie sie bei manchen Monokotylen vorhanden ist (*Gagea lutea* u. a.). Bei ihm fällt die Blattoberseite ganz aus, die Epidermis ist einheitlich „untere Epidermis“, und darin könnte der Grund liegen, daß sie nur zu einem einheitlichen Verhalten befähigt ist. Die Stichhaltigkeit dieses Erklärungsversuches wird aber sofort zweifelhaft, wenn wir berücksichtigen, daß der Scheidenteil, das Unterblatt, eine differentielle Plastizität besitzt, obschon auch bei ihm nur die untere Epidermis nach außen gewendet ist.

Die symmetrische Anatomie der Epidermis des *Iris*-Oberblattes findet nun auch ihren Widerhall in einer wahrscheinlich symmetrischen

transpirationsphysiologischen Disposition der beiden Blattlängshälften. Das ließ sich folgendermaßen nachweisen:

An bedeckten Tagen Ende April und Anfang Mai wurden *Iris*-Blätter, deren Flächen nach N und S orientiert waren, abgeschnitten und sofort im Laboratorium an der Balkentorsionswaage gewogen. Nach zweimaliger Bestimmung der Transpiration in 3-Minuten-Intervallen wurde rasch die eine der beiden Blattseiten mit Vaseline verschmiert und dann sofort wieder mit neuer Ausgangswägung zwei Transpirationsraten bestimmt. Schließlich wurde dann auch die andere Blattseite verschmiert und noch etwa 10 Minuten lang der eventuelle Gewichtsverlust festgestellt, er diente — in seiner Höhe stets sehr gering — als Wasserabgabe der Schnittwunde, wenn nötig, zur Korrektur der vorhergehenden Werte. Durch sinngemäße Extrapolation wurde aus den beiden erstermittelten Werten (Blatt beidseitig transpirierend) ein 3. Wert angesetzt, welcher die wahrscheinliche Transpiration beider Seiten im 1. Intervall der 2. Serie darstellt. Umgekehrt wurde entsprechend aus den Werten der 2. Serie (Blatt einseitig transpirierend) ebenfalls ein Wert rückwärts angesetzt, der die Transpiration der freien Blattseite während der 2. Messung der 1. Serie annähernd angibt. Hieraus ließ sich der Prozentanteil der Transpiration der freien Blattseite an der Gesamttranspiration mit einiger Zuverlässigkeit berechnen. Ein Beispiel möge das Verfahren erläutern:

30. 4. 37. 12<sup>02</sup>—12<sup>27</sup>

Transpirationsraten des ganzen Blattes (je 3 Min.)

35,2 mgr

32,6 mgr (19,0)

Nordseite mit Vaseline verschmiert .....

Transpirationsrate der Südseite (je 3 Min.)

(28,5) 16,6 mgr

13,0 mgr

auch Südseite verschmiert .....

Restliche Wasserabgabe: 0,4 mgr in 10 Min.

(wird vernachlässigt).

Die beiden eingeklammerten Werte sind durch Extrapolation gewonnen, sie sind nicht linear, sondern sinngemäß extrapoliert. Aus ihnen errechnet sich die Transpiration der Südseite zu  $\frac{19,0 \cdot 100}{32,6} = 58\%$  und  $\frac{16,6 \cdot 100}{28,5} = 58\%$ . Würde man die beiden Kurven linear extrapoliieren, so ergäbe sich  $\frac{20,2 \cdot 100}{32,6} = 62\%$  und  $\frac{16,6 \cdot 100}{30} = 55\%$ , im Mittel 58,5%. Beide Berechnungen stimmen also miteinander überein.

Auf diese Weise ergab sich im Mittel von 4 Messungen für die Südseite 47%, für die Nordseite (3 Messungen) 49% als Anteil an der Gesamttranspiration.

In gleichem Verfahren ergab sich für Blätter, welche ihre Breitseiten nach O und W richteten, in 3 Bestimmungen für die Westseite durchschnittlich 47%, eine einzige Bestimmung der Ostseite ergab 57%. Aus diesen Werten, die selbstverständlich nicht fehlerfrei sind, läßt sich immerhin soviel entnehmen, daß die konstitutionellen Unterschiede im Transpirationsvermögen der beiden Blattseiten, sofern überhaupt vorhanden, nur gering sein dürften.

Nicht dasselbe gilt jedoch für das momentane Transpirationsvermögen. Am sonnigen 4. V. 38 wurden zwischen 16<sup>h</sup> und 16<sup>30 h</sup> 2 Blätter mit Breitseiten nach W und O, auf welche z. Zt. die Sonne fast senkrecht auftraf, und 2 nach N und S blickende Blätter, die von der Sonne nur tangential gestreift wurden, in gleicher Weise wie oben behandelt. Es ergab sich der Transpirationsanteil

der Westseite (maximal besonnt)	zu 81 %,
der Ostseite (beschattet)	" 19 %,
der Südseite (tangential besonnt)	" 53 %,
der Nordseite (tangential besonnt)	" 48 %.

Am 12. V. 38 ergab eine entsprechende Versuchsserie um 14<sup>h</sup> mit SW/NO- und NW/SO-Blättern

Südwestseite (maximal besonnt)	71 %,
Nordostseite (beschattet)	32 %,
Südostseite (tangential besonnt)	55 %,
Nordwestseite (tangential besonnt)	45 %:

Aus diesen Versuchen ergibt sich klar, daß die vollbesonnte Seite jeweils das höchste, die im Vollschatten liegende das geringste augenblickliche Transpirationsvermögen besitzt, während die tangential besonnenen Blattflächen ungefähr gleiches mittleres Transpirationsvermögen aufweisen. Dabei handelt es sich hier aber nur um das (wahrscheinlich in erster Linie durch verschiedene Spaltenweite, z. T. auch noch durch Nachwirkung verschiedener Temperatur bedingte) Transpirationsvermögen, das in der diffusen Beleuchtung des Laboratoriums bestimmt wurde; im Freiland dürfte demnach der Unterschied in der tatsächlichen Transpirationsgröße von besonnter und beschatteter Blattseite noch größer sein.

Bei beidseitig gleichem konstitutionellem Transpirationsvermögen kann das momentane Transpirationsvermögen also größere, durch die vorausgehenden Strahlungsverhältnisse bedingte Unterschiede zwischen den beiden Blattseiten von *Iris* zeigen.

Es würde sich verlohnend, die Transpiration bei profilgestellten Blättern allgemein, bei Kompaßpflanzen im besonderen unter wechselnden natürlichen Bedingungen und im Laboratorium noch eingehender, als es bisher geschehen ist, zu analysieren. Speziell für Kompaßpflanzen haben wir bisher nur die Transpirationsbestimmungen von KARSTEN (1918), deren Auswertung einigen Schwierigkeiten begegnet<sup>1)</sup>. Leider

1) Die hauptsächliche Unsicherheit, mit denen diese Versuche behaftet sind, dürfte wohl folgende sein: KARSTENS Hauptversuche mit eingetopften Pflanzen von *Lactuca Scariola* geben den Wasserverlust für die drei Zeitintervalle 10<sup>h</sup>-1<sup>1/2</sup>h,

konnten jedoch Versuche dieser Art bisher von mir nicht durchgeführt werden.

Dagegen habe ich in einigen Tageskurven den Gang der Assimilation eines N/S- und eines O/W-Blattes von *Iris* verfolgt. Wenn die direkte Strahlung für diesen Gang maßgebend ist, so ist beim O/W-Blatt (Breitseiten nach O und W) eine zweigipflige Kurve symmetrisch zur Mittagslinie, beim N/S-Blatt eine eingipflige Kurve zu erwarten. Außerdem war es geplant, die Versuche zur Aufstellung einer Bilanz der Assimilationsarbeit beider Blattstellungen auszuwerten, also der Frage nachzugehen, ob das N/S- oder O/W-Blatt im Tagesgang besser abschneidet. Die Beantwortung dieser Frage war schon deshalb von Interesse, weil ich in den erwähnten früheren Untersuchungen (1938) eine solche Bilanz für die Blätter des N-, O-, S- und W-Randes eines Bestandes von *Polygonum* aufgestellt hatte. Damals hatte sich gezeigt, daß das relative Verhältnis der Ausbeuten etwas vom Wetter (klare oder bedeckte Tage) abhängig ist, aber im Mittel doch auffällig geringe Unterschiede zeigt;

Nord: 98,5, Ost: 99, Süd: 105,5, West: 97.

Faßt man Nord und Süd einerseits, Ost und West andererseits zusammen, so ergäbe sich 102 und 98. Danach wäre also die Bilanz fast ausgeglichen.

Schließlich wurden in die Versuche auch noch ein radiärsymmetrisches Blatt von *Allium fistulosum*, sowie ein horizontal orientiertes Blatt von *Hemerocallis fulva* aufgenommen, um den Einfluß von 4 verschiedenen Orientierungsmöglichkeiten auf den Gang der Tageskurve der Assimilation zu untersuchen. Leider reichen die wenigen (insgesamt 4) Versuchsreihen nicht dazu aus, eine Bilanz der 4 Blattorientierungen zu ziehen, wir müssen uns damit begnügen, den Gang der Assimulationskurven an einem Beispiel zu zeigen.

Die Kurven in Abb. 1 veranschaulichen diesen Gang an einem sonnigen Maitag (21. V. 35). Wie man sieht, dürfte das N/S-Blatt wirklich den erwarteten eingipfligen Tagesverlauf der Assimilation besitzen, wennschon dieser durch den tiefen zweitletzten, bzw. wieder

---

$1\frac{1}{2}$  h – 5 h nachm. und „nachts“ (= 5 h nachm. bis 10 h vorm.) an. Man kann nun, wie dies auch STOCKER (1926) tut, die Zeit von 10 h –  $1\frac{1}{2}$  h als jene ansehen, wo die Blätter  $\pm$  tangential von der Sonne getroffen werden (das Intervall liegt fast symmetrisch zu 12 Uhr), und kann dann das 2. Intervall entsprechend als dasjenige betrachten, in dem die Sonne die Westseiten der Blätter stark bestrahlt. Da aber die Versuche KARSTENS 1917 ange stellt wurden und da, wie ich mich zu erinnern glaube, damals die Sommerzeit eingeführt war, könnten die beiden Transpirationsraten auch als Vormittags- und Nachmittagstranspiration (wahrer Ortsmittag um 13<sup>12</sup>) aufgefaßt werden. KARSTEN selbst macht hierüber keine Angaben.

höheren letzten Assimilationswert (die Verschiedenheit ist nicht erkennbar durch äußere Faktoren bedingt) zum Schluß etwas gestört ist. Der erwartete zweigipelige Verlauf an der O/W-Kurve ist in dieser Form nicht vorhanden; zwar tritt am frühen Morgen, wo die Ostseite des Blattes voll besonnt ist, sofort ein relativ hoher Wert auf, der sich in der nächsten Bestimmung erniedrigt; auch findet nachmittags zwischen 14 und 15 Uhr noch einmal ein leichter Anstieg statt, aber der grundlegende Verlauf der Kurve wird durch ein mittägliches Hauptmaximum bestimmt, das also zu einer Zeit auftritt, wo das Blatt von der Sonne nur tangential gestreift wird. Dieses Maximum wird also nicht durch die direkte, sondern durch die diffuse Strahlung erzeugt! Etwas unerwartet ist die weitgehende Übereinstimmung im Kurvenverlauf des radiären, senkrecht stehenden und des horizontalen Blattes, da der Genuß an direkter Strahlung bei beiden doch ziemlich verschieden ist.

Ob die hier ermittelte Kurve des O/W-Blattes von *Iris* auch auf die Kompaßblätter von *Lactuca Scariola* übertragen werden kann, die ja gleiche Exposition besitzen und somit unter gleichen äußeren Bedingungen stehen, kann ohne diesbezügliche Untersuchungen nicht gesagt werden, ich hoffe, solche Versuche bei Gelegenheit nachholen zu können.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die horizontalen Blätter von *Lactuca Scariola* besitzen auf Ober- und Unterseite verschiedene Spaltöffnungszahlen, Oberseite:Unterseite = 70:130. An den in Kompaßstellung befindlichen Blättern ist dieses

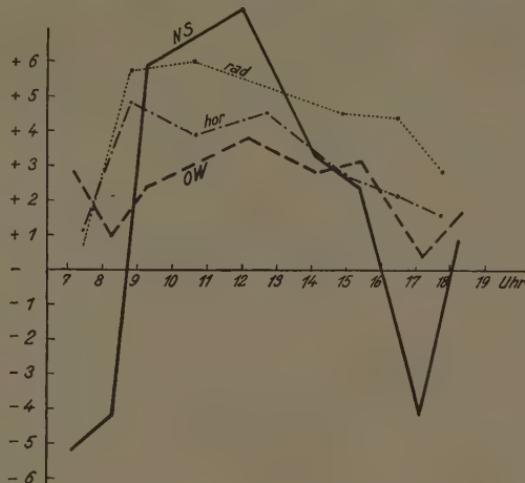


Abb. 1. Tagesgang der Assimilation bei vier Blättern verschiedener Orientierung: *NS* = Blatt von *Iris* mit Breitseiten nach N und S; *OW* = desgl., Breitseiten nach O und W; *rad* = radiärsymmetrisches Blatt von *Allium fistulosum*; *hor* = horizontales Blatt von *Hemerocallis*. Abszisse: Tageszeit; Ordinate: Apparente Assimilation, gemessen in  $\text{cm} \frac{n}{40}$  HCl.

Verhältnis auf 96,7:103,3 verschoben, eine völlige Isolateralität ist also nicht hergestellt.

2. Das eben genannte Verhältnis ist etwas verschieden, je nachdem, ob die Blattoberseite nach Osten oder nach Westen gerichtet ist, im erstenen Falle beträgt es 100,4:99,6, im letzteren 93,9:106,1. Dies läßt sich in Analogie zu früheren Befunden an Blättern von Bestandesrändern mit einer höheren physiologisch-morphogenetischen Wirksamkeit der Weststrahlung gegenüber der Oststrahlung erklären.

3. Während bei *Lactuca Scariola* die beiden Blattseiten unabhängige physiologische und anatomische Plastizität besitzen, reagiert das Oberblatt von *Iris* einheitlich; Bestrahlungsdifferenzen finden in der Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit an ihm keinen Ausdruck. Das Unterblatt hingegen kann Strahlungsunterschiede durch Unterschiede in der Spaltöffnungszahl beantworten.

4. Transpirationsmessungen zeigen, daß auch das konstitutionelle Transpirationsvermögen beider Blattseiten von *Iris* gleich sein dürfte; das momentane Transpirationsvermögen an sonnigen Tagen ist jedoch durch die herrschende Einstrahlung beeinflußbar.

5. Assimilationsversuche erläutern den charakteristischen Gang der Tagesassimulationskurve des N/S-Blattes und O/W-Blattes von *Iris*, sowie des radiärsymmetrischen senkrechten Blattes und des dorsentralen horizontalen Blattes.

### Literaturverzeichnis.

Da in der Arbeit von B. HUBER, Der Wärmehaushalt der Pflanzen (siehe unten), die einschlägige Literatur zusammengestellt ist, werden hier nur die von mir zitierten Arbeiten genannt.

ALVORD, B., The Polar Plant or *Silphium laciniatum*. Proc. Amer. Assoc. f. the Advanc. of Sc. 1849 (zitiert nach HUBER). — ERMAN, C., Über Lichtorientierung bei *Irisblättern*. Bot. Notiser 1926, 45—68. — FILZER, P., Das Mikroklima von Bestandesrändern und Baumkronen und seine physiologischen Rückwirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **86**, 228—314 (1938). — GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen. 1. Teil, 2. Aufl., Jena 1913. — HÜBER, B., *Aster linosyris*, ein neuer Typus der Kompaßpflanzen (Gnomonpflanzen). Flora **129**, 113—119 (1934). — Ders., Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Samml. „Naturwissenschaft u. Landwirtschaft“, Heft 17, Freising 1935. — KARSTEN, G., Über Kompaßpflanzen. Flora **111**, 48—59 (1918). — SCHANDERL, H., Ökologische und physiologische Untersuchungen an der Wellen- und Muschelkalkflora des Maintales zwischen Würzburg und Gambach. Planta **10**, 756—810 (1930). — STAHL, E., Über sogenannte Kompaßpflanzen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss. **15**, 381—389 (1882). — STOCKER, O., Über transversale Kompaßpflanzen. Flora **120**, 371—376 (1926). — TROLL, C., Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta **17**, 153—314 (1932).

# FLORA

## ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEgeben VON

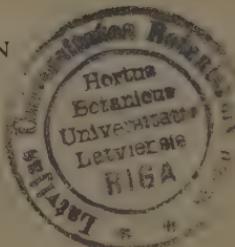
DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 35. BAND

DER GANZEN REIHE 135. BAND

MIT 117 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 3 TAFELN



588

JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1941/1942

**Alle Rechte vorbehalten**

Printed in Germany

Druck von Ant. Kämpfe, Jena

## Inhaltsverzeichnis.

Seite

DRAWERT, HORST, Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. III. Die Aufnahme saurer Farbstoffe und das Permeabilitätsproblem. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 21—64

DRAWERT, HORST, Beobachtungen an den Spaltöffnungen und den Blatthaaren von *Tradescantia virginica* L. Mit 5 Abbildungen (35 Einzelfiguren) im Text . . . . . 303—318

FILZER, PAUL, Beiträge zum Kompaßpflanzenproblem und einigen verwandten Problemen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 435—444

FLOREN, GERDA, Untersuchungen über Blütenfarbmuster und Blütenfärbungen. Mit 13 Abbildungen im Text . . . . . 65—100

HERZOG, TH., Revision der Lebermoosgattung *Leptolejeunea* Spr. in der Indomalaya. Mit 30 Abbildungen im Text . . . . . 377—434

LÄRZ, HEINZ, Beiträge zur Pathologie der Chloroplasten. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 319—355

LÜCK, RENATE, Zur Keimung der heimischen Pirola-Arten. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 1—5

MARQUARDT, HANS, Über Bau, Häufigkeit und Auswirkungen der spontanen Translokationen. Mit 19 Abbildungen im Text . . . . . 239—302

ORSÓS, OTTO †, Die Gewebeentwicklung bei der Kohlrabiknolle. Mit 7 Abbildungen im Text und 2 Tafeln . . . . . 6—20

RENNER, O., Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplex-heterozygotischen Oenotheren. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 201—238

RENNER, OTTO und VOSS, MARTHA, Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter Formen von *Prunus*, *Pelargonium*, *Veronica*, *Dra-  
caena*. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . . 356—376

ROUSCHAL, ERNST, Untersuchungen über die Protoplasmistik und Funktion der Siebröhren. Mit 6 Abbildungen im Text und 1 Tafel 135—200

STRUGGER, S., Zellphysiologische Studien mit Fluoreszenzindikatoren.  
I. Basische, zweifarbiges Indikatoren. Mit 6 Abbildungen im Text 101—134



# Paläobiologie der Pflanzen

Von

**Dr. Karl Mägdefrau**

Dozent der Botanik an der Universität Erlangen

Mit 305 Abbildungen im Text

VIII, 396 S. gr.8°

1942

RM 24.—, geb. 26.—

Inhalt: Einleitung: Ziele und Wege der Paläobiologie. / I. Allgemeiner Teil.

1. Die Erhaltungszustände der fossilen Pflanzen. 2. Die Gesteinsbildung durch Pflanzen (Phytolithogenese). 3. Lebensräume der Gegenwart und Vorzeit. 4. Lebensort und Begräbnisort. 5. Fossile Pflanzen und Klima der Vorzeit. 6. Kontinentverschiebungen und Polverlagerungen. / II. Lebensbilder aus der Pflanzenwelt der Vorzeit. 1. Die Unterdevonflora im Wahnbachthal bei Bonn. 2. Das Psilophyten-Moor von Rhynie. 3. Die Mitteidevonflora von Elberfeld. 4. Die Oberdevonflora der Bäreninsel. 5. Der rheinisch-westfälische Steinkohlenwald. 6. Die Pflanzengemeinschaften des Rotliegenden im Thüringer Wald. 7. Die Nadelwälder am Strande des mitteldeutschen Kupferschiefer-Meeres. 8. Der Aufbau der thüringischen Zechsteinriffe. 9. Die Pflanzenwelt des deutschen Buntsandsteins. 10. Grünalgenbanke in der alpinen Trias Südtirols. 11. Die thüringischen Lettenkohlenstümpe. 12. Die Rhät/Lias-Flora Frankens. 13. Die Dünenvegetation des Neokoms von Quedlinburg. 14. Die Wealdenkohlen von Bückeburg. 15. Die Laubwälder zur Oberkreidezeit im nördlichen Harzvorland. 16. Die Braunkohlenwälder des Geiseltales bei Halle. 17. Die Molasseflora von Öhningen. 18. Die interglazialen Travertine von Weimar-Ehringsdorf. 19. Der Federsee und die nacheiszeitliche Waldentwicklung. / III. Die Entwicklung der Pflanzenwelt im Lauf der Erdgeschichte. 1. Geologische Zeitrechnung und Entwicklungsgeschwindigkeit. 2. Die Stammesgeschichte der Pflanzen. 3. Die Vervollkommenung im Pflanzenreich. / Register.

In diesem Buche ist der Versuch gemacht worden, die Pflanzen der Vorzeit in ihrer damaligen Umwelt darzustellen. Um die Lebensbedingungen ausgestorbener Pflanzengemeinschaften zu ergänzen, reichen die botanischen Tatsachen allein nicht aus; vielmehr müssen weitgehend auch die Ergebnisse der geologischen Forschung herangezogen werden. Somit war es notwendig, jeweils von räumlich und zeitlich eng umgrenzten Gebieten auszugehen. Deshalb hat der Verfasser im Hauptteil den Stoff im Rahmen einzelner „Lebensbilder“ behandelt. Sie wurden so gewählt, daß die Gesamtentwicklung des Pflanzenreiches in ihren großen Zügen überblickt werden kann. Ausgedehnte Untersuchungen im Gelände und Durchsicht öffentlicher und privater Sammlungen während der letzten 12 Jahre ermöglichten es, die Darstellung weitgehend auf eigene Anschauung aufzubauen.

Der Titel „Paläobiologie“ wurde gewählt, weil die Entwicklung des Pflanzenreiches mit einbezogen wurde und daher das Wort „Ökologie“ zu eng gewesen wäre. Der Stoff bedingte ein Eingehen auf botanische und geologische Fragen in gleicher Weise. Auf beiden Gebieten mußte ein gewisses „Lehrbuchwissen“ vorausgesetzt werden, um zu groÙe Weitschweifigkeit zu vermeiden.

Da nur wenige Leser Gelegenheit haben werden, eine umfassende paläobotanische Sammlung durchzuarbeiten, hat der Verfasser dem Buch möglichst viele Abbildungen beigefügt.

\*

# Lehrbuch der Botanik für Hochschulen

Begründet von

E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck und A. F. W. Schimper

Bearbeitet von

**Dr. Hans Fitting**

Professor an der Universität Bonn

**Dr. Hermann Sierp**

Professor an der Universität Köln

**Dr. Richard Harder**

Professor an der Universität Göttingen

**Dr. Franz Firbas**

Professor an der Universität Göttingen

## Einundzwanzigste, unveränderte Auflage

Mit 846 zum Teil farbigen Abbildungen im Text und 1 farbigen Karte

XII, 626 S. gr.8°

1942

RM 18.—, geb. 20.—

Die vorige Auflage des „Viermännerbuchs“ war früher als erwartet vergriffen.  
Um keine Lücke in seinem Bezug entstehen zu lassen, erschien es zur Zeit zweckmäßig,  
es unverändert in neuer Auflage herauszubringen.

---

## Pflanzenforschung

Herausgegeben von Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem

Heft 23:

## Die Mucorineen-Gattung Mortierella Coemans

Von

**Dr. Germaine Linnemann**

Forstbotanisches Institut der Universität Göttingen in Hann.-Münden.

Mit 8 Tafeln. V, 64 S. gr.8° 1941 RM 7.50

In den Jahren 1933—1935 befaßte sich Germaine Linnemann mit der Untersuchung der Mucorineen in der Umgebung von Marburg. Sie gewann dabei den Eindruck, daß die bisher wenig beachtete Gattung Mortierella einen unerwartet großen Bestandteil der Mucorineenflora ausmacht. Im Forstbotanischen Institut der Universität Göttingen in Hann.-Münden wurden die Untersuchungen fortgesetzt und erbrachten weit über 100 selbst isolierte Stämme, so daß die Zahl der bekannten Mortierellen in Marburg um 7, in Münden um 14 und einige Unterarten vermehrt werden konnte.

Das allgemeine Interesse, das sich der Bodenbiologie und der Pilzflora des Bodens in immer stärkerem Maße zuwendet, gab die Veranlassung dazu, die bisherigen Ergebnisse der Beschäftigung mit den so zahlreich im Erdboden vertretenen Mortierellen zu veröffentlichen. Hierbei handelt es sich vor allem um eine genaue Beschreibung und Abgrenzung der einzelnen Arten, sowie um deren Vorkommen.

\*

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA